

R 3835

ISSN 0395-7217

Décembre 1977

fascicule 4

Trimestriel

BULLETIN

D'ÉCOLOGIE

ACAD. NAT. SCI. NAT.
FRANÇOIS
PARIS



MASSON

Paris, New York, Barcelone, Milan

Publié avec le concours du Centre National de la Recherche Scientifique
et de la Délégation Générale à la Recherche Scientifique et Technique

Tome 8

SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE

(Reconnue d'utilité publique par décret du 31 mars 1976)

Secrétariat : 4, avenue du Petit Château, 91800 BRUNOY.

(Voir en p. III de couverture pour le règlement des cotisations à MASSON & C^{ie}).

Bureau pour l'année 1977 :

Président : J.A. RIOUX, Laboratoire de Parasitologie, rue Auguste Broussonnet, 34000 Montpellier.

Vice-Président : P. PESSON, I.N.A., Laboratoire de Zoologie, Biologie animale et Ecologie, 16, rue Claude-Bernard, 75231 Paris, Cedex 05.

Présidents Honoraires : G. LEMÉE et P. GRISON.

Secrétaire général : Claude DELAMARE DEBOUTTEVILLE, Laboratoire d'Ecologie générale, 4, avenue du Petit-Château, 91800 Brunoy (Essonne).

Secrétaire générale adjointe : Germaine RICOU, Laboratoire de Zoologie agricole, 16, rue Dufay, 76100 Rouen (Seine-Maritime).

Trésorier : Christian SOUCHON, Département d'Environnement, Université de Paris VII, 10, rue Emile-Morel, 92330 Sceaux (Hauts-de-Seine).

Trésorier adjoint : Mme Marie-Charlotte SAINT GIRONS, Laboratoire d'Ecologie générale, 4, avenue du Petit-Château, 91800 Brunoy (Essonne).

Secrétaire du Bulletin : Roger DAJOZ, Laboratoire d'Ecologie générale, 4, avenue du Petit Château, 91800 Brunoy (Essonne).

Conseil pour l'année 1977 :

AMANIEU M., Laboratoire d'hydrobiologie, Université des Sciences et techniques du Languedoc, Place Eugène Bataillon, 34060 Montpellier Cedex.

AUBERT Maurice, Directeur du CERBOM, Parc de la Côte, avenue Jean-Lorrain, 06000 Nice (Alpes-Maritimes).

BIGOT Louis, Laboratoire de Biologie animale et Ecologie, Faculté Saint-Jérôme, rue Henri-Poincaré, 13397 Marseille Cedex 4 (Bouches-du-Rhône).

BLONDEL Jacques, Station Biologique de la Tour du Valat, C.N.R.S., Le Sambuc, 13200 Arles (Bouches-du-Rhône).

COINEAU Yves, Laboratoire Arago, Biologie marine 66650 Banyuls-sur-Mer (Pyrénées-Orientales).

DAJOZ R., Laboratoire d'Ecologie générale, 4, avenue du Petit Château, 91800 Brunoy.

DELAMARE DEBOUTTEVILLE Claude, Laboratoire Ecologie générale, 4, avenue du Petit-Château, 91800 Brunoy (Essonne).

GEHU Jean-Marie, Laboratoire de Botanique Systématique et Ecologie, Faculté de Pharmacie, rue La-guesse, 59000 Lille (Nord).

GOUNOT Michel, Institut de Botanique, 28, rue Goethe, 67083 Strasbourg (Bas-Rhin).

LACOSTE Alain, Laboratoire d'écologie végétale, 1, place Leclerc, 25042 Besançon Cedex.

LAUBIER Lucien, Directeur Scientifique au C.N.E.X.O., Centre océanologique de Bretagne, BP 337, 29273 Brest-Cedex (Finistère).

LEFEUVRE Jean-Claude, Laboratoire de Zoologie et d'Ecologie Complexe Scientifique de Beaulieu, BP 25 A, 35000 Rennes (Ille-et-Vilaine).

NÈGRE Robert, Laboratoire de Taxinomie et Ecologie végétales, Faculté Saint-Jérôme, rue Henri-Poincaré, 13397 Marseille Cedex 4 (Bouches-du-Rhône).

OZENDA Paul, Botanique et Biologie végétale et Station Alpine du Lautaret, Cedex 53, 38 Grenoble-Gare (Isère).

PESSON Paul, I.N.A., Laboratoire de Zoologie, Biologie animale et Ecologie, 16, rue Claude-Bernard, 75231 Paris Cedex 05 (Seine).

RAMADE F., Laboratoire de zoologie, Université de Paris Sud, 91405 Orsay.

RICOU G., Laboratoire de zoologie agricole, 16, rue Dufay, 76100 Rouen.

RIOUX J.A., Laboratoire de parasitologie, rue Auguste Broussonnet, 34000 Montpellier.

ROUX Albert, Département de Biologie animale et Zoologie, 43, bd du 11-Novembre 1918, 69621 Villeurbanne (Rhône).

Mme SAINT GIRONS Marie-Charlotte, Laboratoire d'Ecologie générale, 4, avenue du Petit-Château, 91800 Brunoy (Essonne).

SALVAT Bernard, Laboratoire de Biologie marine et de Malacologie, 55, rue de Buffon 75005 Paris (Seine).

SAUVAGE Charles, Laboratoire de systématique et Géobotanique méditerranéennes, Institut de Botanique, rue Auguste-Broussonnet, 34000 Montpellier.

SOUCHON Christian, Département d'Environnement, Université de Paris-VII, 10, rue Emile-Morel, 92330 Sceaux (Hauts-de-Seine).

TREHEN Paul, Station biologique de Paimpont, 35380 Plélan-le-Grand.

Le Conseil de la Société, par décision de l'Assemblée générale constitue le Comité de lecture du Bulletin.

Décembre 1977
Trimestriel

fascicule 4

BULLETIN D'ÉCOLOGIE



SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE

Reconnue d'utilité publique par décret du 31 mars 1976

SECRÉTARIAT GÉNÉRAL

4, Avenue du Petit-Château
91800 BRUNOY, Essonne (France)

MASSON

Paris, New York, Barcelone, Milan

Publié avec le concours financier du Centre National de la Recherche Scientifique

Tome 8



Bibliothèque Centrale Muséum



33001004085336

Inv. n 988

BULLETIN D'ÉCOLOGIE

— Tome 8 - 1977 - N° 4 - Décembre —

SOMMAIRE — CONTENTS

A. BOUDOU, A. DELARCHE, F. RIBEYRE et MARTY. — Modèles expérimentaux en écotoxicologie : Chaînes trophiques en milieu limnique. [<i>Experimental models in ecotoxicology; trophic chains in freshwater environment</i>]	401
A. ROQUES. — Etude du complexe entomologique lié aux cônes de Pin sylvestre en forêt de Fontainebleau [<i>Study of the insect biocenosis of the cones of Pinus sylvestris in the forest of Fontainebleau</i>]	415
C. BOU. — Conséquences écologiques de l'extraction des alluvions récentes dans le cours moyen du Tarn [<i>Ecological consequences of dredging in last alluvial products of river Tarn</i>]	435
S. FRONTIER. — Réflexions pour une théorie des écosystèmes [<i>Reflexions towards an ecosystem theory</i>]	445
H. SANDOZ. — Comparaison d'un abri météorologique « tout terrain » avec l'abri marine [<i>A comparison between a conventional and a field meteorological shelter</i>]	465
Résumés de thèses [<i>Summary of theses</i>]	479
Deuxième Congrès International d'Ecologie	484
Analyses d'ouvrages [<i>Book reviews</i>]	485



MODÈLES EXPÉRIMENTAUX EN ÉCOTOXICOLOGIE : CHAÎNES TROPHIQUES EN MILIEU LIMNIQUE

par A. BOUDOU, A. DELARCHE, F. RIBEYRE et R. MARTY (*)

RÉSUMÉ

*La mise au point et l'utilisation de chaînes trophiques expérimentales en milieu limnique permet de mettre en évidence et de quantifier les transferts cumulatifs du méthylmercure (CH_3HgCl) depuis un producteur primaire jusqu'à un consommateur de troisième ordre: *Chlorella vulgaris*, *Daphnia magna*, *Gambusia affinis*, *Salmo gairdneri*. Les facteurs de concentration, en relation avec les différentes voies de contamination, sont*

établis pour chaque maillon; la distribution du mercure dans les organes ainsi que les incidences biochimiques et physiologiques sont recherchées sur le consommateur terminal (truites).

Le polluant marqué (Hg^{203}) est introduit dans le milieu à raison de 1 $\mu\text{g/litre}$ (1 ppb). Les expérimentations sont réalisées sur des périodes de 10 et 30 jours, la température de l'eau étant maintenue à 18 °C.

SUMMARY :

Experimental models in ecotoxicology : trophic chains in freshwater environment

*The trophic chains we have experimented with have allowed us to bring to light and to measure the cumulative transfers of methyl-mercury (CH_3HgCl) from a primary producer to a third-rank consumer : *Chlorella vulgaris*, *Daphnia magna*, *Gambusia affinis*, *Salmo gairdneri*. The factors of concentration in relation to the different ways of contamination are established for each*

link. The distribution of mercury in the organs as well as the biochemical and physiological incidences are detected in the terminal consumer (trout).

The marked pollutant is introduced into the water in the proportion of 1 $\mu\text{g/litre}$ (1 ppb). Experiments are carried out over the periods of 10 and 30 days, the temperature of the water being maintained at 18 °C.

Les voies de transfert depuis les sources de pollution jusqu'à l'homme sont multiples et varient suivant le milieu environnant et le polluant considéré.

Tous les êtres vivants présentent, à des degrés différents, la propriété de pouvoir accumuler, dans leurs tissus, toute substance peu ou pas biodégra-

dable. De ce fait, dans un écosystème contaminé, il apparaît, au fur et à mesure que l'on gravit les différents niveaux des chaînes trophiques, des phénomènes d'amplification biologique de la pollution (DAJOZ (R.), 1969; RAMADE (F.), 1972, 1974, 1977).

(*) Laboratoire d'Ecologie et Ecophysiologie animales; Faculté des Sciences, Université de Bordeaux I, 33405 Talence (France).

La contamination croissante de l'environnement par un nombre de plus en plus élevé de produits toxiques non biodégradables (métaux lourds, composés organiques — pesticides, additifs, PCB —, composés biologiques — mycotoxines par exemple —) nécessite la mise en place de recherches écotoxicologiques afin de mieux connaître, dans un but à la fois fondamental et appliqué, la réponse des écosystèmes naturels et leur capacité d'adaptation face aux différentes sources de pollution.

Les enchaînements trophiques, cumulant à moyen ou long terme les effets des concentrateurs biologiques, sont responsables de la contamination d'animaux terrestres ou marins, à régime carnivore ou ichtyophage; les facteurs de concentration peuvent atteindre 500 000 par rapport aux micro-doses de polluants présents dans le milieu (U₁ (J.), 1971).

L'étude des rôles écotoxicologiques joués par les réseaux trophiques peut être abordée par des observations et des mesures directes sur les écosystèmes naturels. Les résultats traduisent, à un instant donné, l'importance de la contamination et permettent une quantification, plus ou moins complète, pour chaque compartiment de l'écosystème. De plus, des séries de prélèvements, effectuées périodiquement, mettent en évidence son évolution d'un point de vue qualitatif et quantitatif. De très nombreux travaux ont été réalisés sur les écosystèmes continentaux. Nous citerons notamment les résultats obtenus sur les écosystèmes lacustres par CUMOND (G.) et MONTEIL (A.), 1973; HARRIS (R.), 1971; HUCKABEE (J.) et GOLDSTEIN (P.), 1974; KELSO (J.), 1974; KRUMHOLZ (L.), 1956; POTTER (L.), KIDD (D.) et STANDIFORD (D.), 1974; WALTER (C.M.), BROWN (H.G.) et HENSLEY (C.P.), 1974. En milieu terrestre, les recherches sont principalement axées sur les agro-écosystèmes (BAKIR (F.), 1973; HOOCK Van (J.) et YATES (R.), 1975; JERNELOV (A.), LANDNER (L.) et LARSSON (T.), 1975).

Etant donnée la très grande complexité des écosystèmes naturels, les travaux précédemment cités visent principalement à constater un « état de pollution »; cependant, pour préciser les mécanismes écotoxicologiques, l'interprétation des résultats se heurte à une multitude de « variables para-

sites ». Récemment, des études en laboratoire ont été menées sur des modèles expérimentaux. Ceux-ci, bien que très simplifiés, permettent une approche du fonctionnement des systèmes naturels, avec un contrôle plus ou moins complet des paramètres biotiques et abiotiques. Ces travaux suivent essentiellement deux méthodologies :

— *microécosystèmes expérimentaux* : ils ont pour but de reproduire, à l'échelle du laboratoire, un écosystème naturel simplifié, avec un nombre réduit d'espèces caractéristiques des principaux niveaux trophiques. Cependant, un tel microcosme présente une dynamique qui lui est propre et qu'il est souvent très difficile de suivre et de quantifier. Des microécosystèmes aquatiques ont été mis au point, dans un but toxicologique, par FONTAINE (Y.A.) et AERERHARDT (A.), 1961; HANNERZ (L.), 1968; KANAZAWA (J.), ISENSEE (A.R.) et KEARNEY (P.C.), 1975; LU (P.Y.), METCALF (R.L.), HIRWE (A.S.) et WILLIAMS (J.W.), 1975; METCALF (R.L.), SHANGA (G.K.) et KAPOOR (I.P.), 1971; NELSEN (J.J.), 1975; YU (C.C.), BOOTH (G.M.), HANSEN (D.J.) et LARSEN (J.R.), 1975.

Afin de dégager les inter-relations entre les milieux aquatiques et leur environnement terrestre, ALBANUS (L.), FRANKENBERG (L.) et GRANT (C.), 1972; LU (P.Y.), METCALF (R.L.) et FURMAN (R.), 1975, utilisent des « microécosystèmes mixtes ».

— *chaînes trophiques expérimentales* : elles représentent un sous-ensemble du modèle précédent avec l'avantage, surtout du point de vue écotoxicologique, de pouvoir maîtriser un plus grand nombre de paramètres. Néanmoins, elles doivent être envisagées comme une approche préliminaire de systèmes expérimentaux plus complexes (LILLELUND (K.), 1974).

Toute chaîne trophique autonome débute par le maillon « producteurs » (autotrophes) et comprend un nombre variable de niveaux « consommateurs ». Les premiers résultats ont été obtenus sur des chaînes expérimentales marines (AUBERT (M.), CHARRA (R.) et MALARA (G.), 1969; DONNIER (B.), 1972; LAUMOND (F.), 1973).

Le nombre restreint des travaux effectués en milieu continental porte essentiellement sur les es-

pèces aquatiques : CANTON (J.H.), GRÈVE (P.A.), SLOOFF (W.) et ESCH (J.), 1975; JOHNSON (T.), 1974; KING (S.), 1964; MUGEL, VILAND, FÉRARD, GROSSE, JOUANY et PIHAN, 1976; PAROUTY (G.) et CHAISE-MARTIN (C.), 1974.

Notre groupe de recherche travaille, depuis plus de deux ans, à la mise au point d'un modèle écotoxicologique en milieu limnique (*). Les principaux objectifs que nous nous sommes fixés sont :

- créer une chaîne trophique expérimentale complète, depuis les producteurs primaires jusqu'aux consommateurs de troisième ou quatrième ordre.

- utiliser des espèces végétales et animales caractéristiques des différents niveaux trophiques, fréquentes dans le milieu naturel, présentant une bonne homogénéité génétique et compatibles avec un élevage ou un stockage en laboratoire.

- contrôler un maximum de facteurs abiotiques afin de réduire les « variables parasites » et de définir avec précision les conditions expérimentales (résultats reproductibles et comparatifs).

- étudier les effets de synergie positifs ou négatifs entre le ou les polluants testés et les facteurs abiotiques (température notamment).

- introduire un produit toxique pour lequel les techniques de dosage, dans le milieu ou dans les organismes, permettent un repérage de très faibles concentrations proches de celles rencontrées dans les systèmes naturels (ordre du ppb).

- concevoir et réaliser, à moyen terme, une complexification de ces modèles (réseaux trophiques ou microécosystèmes).

1. — CHAÎNE TROPHIQUE EXPÉRIMENTALE EN MILIEU LIMNIQUE : MISE AU POINT ET FONCTIONNEMENT

Les espèces représentant les différents niveaux trophiques sont les suivantes :

- Producteur primaire *Chlorella vulgaris* sp. : souche fournie par l'algothèque du Muséum

d'Histoire Naturelle (Paris). Culture intensive en milieu liquide septique (DE COINCY (G.), 1975).

- Consommateur I *Daphnia magna* Strauss : souche fournie par l'I.R.C.H.A. (Vert-le-petit). Élevage en continu. Prélèvement de lots homogènes par filtration sur tamis (DELARCHE (A.), 1975).

- Consommateur II *Gambusia affinis* : populations importantes obtenues à partir de pêches dans le milieu naturel (étangs landais). Stockage pendant une ou deux années en laboratoire.

- Consommateur III *Salmo gairdneri* : truites fournies par la pisciculture de recherche de l'I.N.R.A. (Pyrénées atlantiques) — Stockage en laboratoire dans des bassins thermorégulés.

Actuellement, l'ensemble de nos recherches est basé sur l'étude de polluants non biodégradables : les dérivés mercuriels. Plusieurs expérimentations préliminaires (tests de mortalité 24 h et 10 jours, mise au point des techniques de dosage, etc.) ont été réalisées avec un composé inorganique, le bichlorure de mercure ($HgCl_2$), et avec une forme organique, le chlorure de méthyl-mercure (CH_3HgCl) (BOUDOU (A.), DELARCHE (A.), RIBEYRE (F.) et MARTY (R.), 1977).

Lors des manipulations effectuées avec de fortes doses de polluants (ordre du ppm : 1 mg/litre) nous avons utilisé des dérivés mercuriels « froids » et dosé le mercure par absorption atomique sans flamme (BOUDOU (A.) et CAMBAR (J.), 1975).

Le méthyl-mercure occupe une place prépondérante parmi les polluants actuellement rencontrés dans la biosphère en raison de sa très forte toxicité et de sa biosynthèse par un processus naturel.

La méthylation biologique effectuée par les bactéries a pour point de départ les dérivés mercuriels inorganiques (JENSEN (S.) et JERNELOV (A.), 1969; LANDNER (L.), 1971; LANGLEY (D.), 1973).

Toutes nos expériences effectuées sur les chaînes trophiques utilisent le méthyl-mercure comme source de contamination. La teneur en toxique du milieu, pour tous les maillons, a été fixée à 1 ppb (1 μg de CH_3HgCl /litre). Cette concentration est proche

(*) Ces travaux sont effectués avec l'aide du Ministère de la Culture et de l'Environnement (Comité « Contamination des chaînes biologiques ») ainsi qu'avec l'aide des Communautés Européennes (Programme Recherche et Environnement).

de celle rencontrée dans certains systèmes naturels contaminés. Ce choix n'a été rendu possible que par marquage radioactif du méthyl-mercure (Hg^{203} — demi-vie de 47 jours — Radiochemical Centre, Amersham, Angleterre). Les dosages sont réalisés par un compteur à scintillation Gammatic, type P.E. 100/2.

L'utilisation d'une micro-dose a pour but d'accroître les connaissances sur les intoxications chroniques dont les effets, liés à l'action des concentrateurs biologiques et des transferts alimentaires, n'apparaissent qu'à moyen ou long terme. En effet, la majorité des travaux effectués en toxicologie mercurielle porte sur l'action des fortes doses et sur leurs conséquences pathologiques : ils se situent souvent trop loin des concentrations rencontrées — ou susceptibles de l'être — dans les milieux naturels.

Lors de chaque intoxication, le mercure est introduit dans le milieu à partir de « solutions mères » ; des mesures périodiques permettent de suivre la décroissance de leur radioactivité.

Pour construire nos bacs d'expérimentation et afin de réduire au maximum les pertes de mercure par accrochage sur les parois et par évaporation, nous avons testé plusieurs « matériaux ». L'utilisation de poches en polyéthylène (norme alimentaire), à l'intérieur d'aquariums en verre, s'est avérée satisfaisante.

Toutes nos expérimentations sont réalisées en « milieu fermé » avec renouvellement de l'eau à 1 ppb de CH_3HgCl tous les deux jours : ce cycle a été choisi, d'une part en fonction des contraintes imposées par les manipulations, d'autre part en relation avec l'évolution du milieu (maillon truite notamment).

Nous nous sommes attachés à contrôler plusieurs facteurs abiotiques :

— contrôle et régulation de la température : nous disposons de systèmes de chauffage et de refroidissement auto-régulés, permettant l'obtention d'une température du milieu allant de 5 à 30 °C, à $\pm 0,5$ °C. Dans ce présent travail, la température de l'eau, pour tous les maillons, a été fixée à 18 °C.

— oxygène : la saturation du milieu est obtenue en permanence par un système d'aération artificielle

qui assure également, par brassage mécanique, une bonne homogénéisation de l'eau.

— autres paramètres contrôlés : photopériode, évolution du pH, teneurs en nitrates, nitrites, matière organique, etc...

Le principe du fonctionnement de ce modèle écotoxicologique est illustré figure 1.

La recherche d'un protocole expérimental parfaitement défini se heurte à un certain nombre de contraintes liées notamment au toxique, aux différents organismes utilisés, au facteur temps, etc. Les conditions d'expérimentation ont été choisies à la suite de travaux préliminaires.

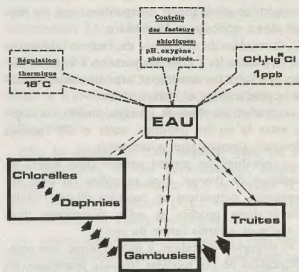


FIG. 1. — Principe du fonctionnement de la chaîne trophique expérimentale

1.1. SYSTÈME « EAU — CHLORELLES — DAPHNIES ».

L'observation du cycle de développement des populations de daphnies, à 18 °C, met en évidence une durée de vie moyenne de 30 jours environ, avec apparition des premiers embryons entre le 12^e et le 15^e jour. Durant les 7 premiers jours, la croissance des organismes est rapide, avec de nombreuses mues ; de plus, la non-synchronisation des naissances conduit à des populations hétérogènes.

L'obtention de lots homogènes de daphnies ne peut être réalisée qu'après filtration sur tamis au 7^e jour du cycle; les organismes ainsi isolés ne peuvent être utilisés que pendant 4 à 5 jours, l'apparition des premiers embryons se situant vers le 12^e jour. Durant cette période, la croissance, moins rapide, tend vers un palier.

Dans le cadre de la chaîne trophique expérimentale, nous avons choisi de contaminer le *maillon daphnie* sur un cycle de 4 jours.

La quantification des populations de daphnies est faite par comptage (mise au point d'un compteur automatique. RIBEYRE (F.), 1976) et par pesées (poids frais et poids sec). Afin de conserver des conditions proches de celles du milieu d'élevage, ces organismes sont utilisés, par lots de 1 000, dans un volume de 3 litres (eau synthétique de rivière: milieu de FRÉAR et BOYD (DELARCHE (A.), 1975).).

Quelle quantité de chlorelles doit-on fournir à un lot de 1 000 daphnies pour que celles-ci se nour-

rissent normalement pendant 4 jours, sans renouvellement du milieu ni apports nutritifs complémentaires? La quantification des chlorelles est réalisée par la mesure indirecte de la densité optique sur un spectrophotomètre Zeiss PM 1D à 665 nm et par des mesures pondérales après filtration du milieu de culture sur une cellule Hi-Flux 142 mm Millipore, munie de « filtres-disques » de 0,22 μ m (diamètre des pores). La quantité de chlorelles utilisée sera définie à partir des valeurs de référence: densité optique (D.O.) à 665 nm = 12; dilution = 1; concentration = 8,1 μ g de chlorelles poids sec/ml. Plusieurs essais nous ont montré qu'il fallait, au temps zéro, pour 1 000 daphnies placées dans 3 litres de milieu, une concentration d'algues de 8,1 μ g poids sec/ml de milieu (D.O. à 665 nm = 12).

Ces conditions étant précisées, quelle est la dynamique de la fixation du méthylmercure par les chlorelles en fonction du temps? A titre d'exemple, nous donnerons, figure 2, les résultats obtenus pour les conditions expérimentales suivantes (temps zéro):

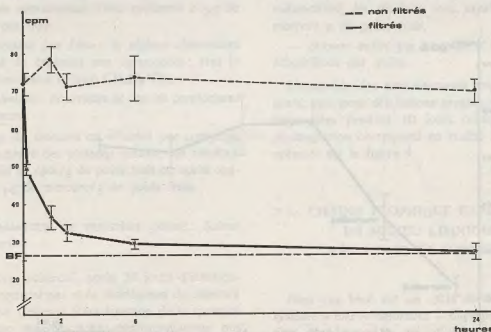


FIG. 2. — Dynamique de la fixation du $\text{CH}_3\text{Hg}^*\text{Cl}$ sur les chlorelles en fonction du temps (18 °C). B.F.: bruit de fond de l'appareil.

Les intervalles de confiance, pour chaque valeur moyenne, sont donnés avec un coefficient de sécurité $P = 0.95$.

3 litres d'eau synthétique de rivière à 1 ppb de CH_3HgCl — facteur de dilution de la suspension de chlorelles = 1.

La fixation de l'organomercuriel est mesurée sur des prélèvements de 5 ml effectués après brassage du milieu :

— comptage de l'échantillon brut : nombre de coups par minute (cpm) du milieu (eau + chlorelles).

— filtration des 5 ml prélevés, sur une unité de filtration Millex (pores de $0,22\ \mu\text{m}$) et comptage du filtrat : nombre de coups par minute (cpm) correspondant au mercure libre.

La différence entre les deux valeurs ainsi obtenues représente la quantité de mercure fixé par les chlorelles.

La fixation du méthylmercure par les chlorelles est très rapide : après 6 heures, plus de 95 % du mercure est « accroché » ; au bout de 24 heures, la fixation est totale.

En relation avec les résultats précédents, nous réalisons une série de poches de 3 litres d'eau syn-

thétique de rivière à 1 ppb de CH_3HgCl , à différentes concentrations de chlorelles (D.O. 665 nm : de 1,5 à 48) ; après 24 heures, 1 000 daphnies sont introduites dans chaque poche pour une durée de 4 jours. Les dosages radioactifs effectués sur des prélèvements de 60 daphnies indiquent la teneur en mercure de ces organismes en fonction de la quantité de chlorelles fournie au départ.

Les résultats obtenus, exprimés en coups par minute pour 60 daphnies (cpm/60 D), sont représentés sur la figure 3.

La teneur en mercure est optimale pour des quantités de chlorelles correspondant à des D.O. de 6 et de 12 : des valeurs inférieures représentent un apport alimentaire insuffisant, cause probable d'une mortalité importante ; des valeurs supérieures entraînent un excès de nourriture et réduisent ainsi la teneur en mercure des daphnies au bout de 4 jours.

Ainsi, afin d'optimiser les conditions expérimentales, nous avons choisi, pour le système « eau — chlorelles — daphnies » à 18°C , le protocole suivant :

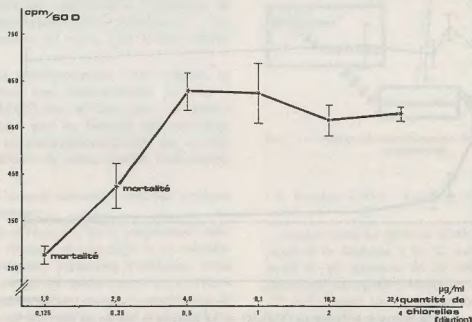


FIG. 3. — Fixation du CH_3HgCl par les daphnies à 18°C et après 4 jours, en fonction de la quantité de chlorelles contaminées fournie au temps zéro.

— temps zéro : 3 litres d'eau synthétique de rivière à 1 ppb de $\text{CH}_3\text{Hg}^*\text{Cl}$ contenant la suspension de chlorelles à une D.O. de 12.

— temps 24 heures : introduction de 1 000 daphnies.

— temps 120 heures : utilisation des daphnies contaminées comme source de nourriture pour le consommateur de deuxième ordre.

1.2. CONSOMMATEUR DE DEUXIÈME ORDRE : *Gambusia affinis*.

Plusieurs séries de tests quantitatifs d'alimentation, à 18 °C, nous ont montré qu'un gambusie consomme, en moyenne, 15 daphnies vivantes par jour (daphnies âgées de 10 à 12 jours).

Des lots de 10 gambusies sont placés dans 3 litres d'eau; le milieu est renouvelé tous les deux jours. Trois expérimentations sont menées simultanément :

— *intoxication par la chaîne* : sur la base d'un cycle de deux jours, chaque lot de gambusies reçoit 300 daphnies contaminées; l'eau renferme 1 µg de $\text{CH}_3\text{Hg}^*\text{Cl}$ par litre.

— *intoxication par l'eau* : le régime alimentaire est constitué de daphnies non intoxiquées; seul le milieu est contaminé (1 ppb $\text{CH}_3\text{Hg}^*\text{Cl}$).

— *lots témoins* : nourriture et eau ne contiennent pas de polluant.

Le dosage du mercure est effectué par comptage de la radioactivité des poissons entiers : les résultats sont exprimés en cpm/g de poids frais et, après conversion, en µg de mercure/g de poids frais.

1.3. CONSOMMATEUR DE TROISIÈME ORDRE : *Salmo gairdneri*.

Nous avons recherché, après 30 jours d'intoxication, les concentrations et la distribution du mercure chez la truite. Celles-ci étant fonction de la quantité de nourriture ingérée, deux expérimentations ont été menées :

— *Chaîne 1* : proche des conditions d'élevage en pisciculture, correspondant à 7 gambusies vivants

par jour et par truite (poids moyen des gambusies : $0,18 \pm 0,03$ g);

— *Chaîne 2* : nourriture à volonté, équivalent à 18 gambusies environ par jour et par truite.

Lors de chaque apport alimentaire, les truites reçoivent un lot de gambusies contaminés par la chaîne pendant une durée équivalente à celle de l'expérimentation menée sur le maillon consommateur de 3^e ordre (30 jours dans ce cas).

Les truites utilisées ont un poids moyen de 120 g. Afin de conserver un volume d'eau par individu suffisant et pour mieux contrôler la quantité de nourriture ingérée, chaque poisson est placé dans un bac de 20 litres d'eau aérée et thermorégulée.

Le protocole expérimental est identique à celui présenté pour les gambusies. La quantification de l'accumulation du mercure dans l'organisme se fait à deux niveaux :

— prélèvement du sang (sérum + éléments figurés) et de certains organes (foie, cerveau, branchies, muscle, intestin postérieur). A partir des mesures de radioactivité, les résultats sont exprimés en µg de mercure/g de poids frais,

— poisson entier par broyage et comptage de 5 échantillons par truite.

L'ensemble des enchaînements trophiques sur 21 jours, basé pour des raisons graphiques sur 3 truites intoxiquées pendant 10 jours (chaque série d'expérimentation correspond en réalité à 6 truites) est présenté sur la figure 4.

2. — CHAÎNE TROPHIQUE EXPÉRIMENTALE EN MILIEU LIMNIQUE : RÉSULTATS ET DISCUSSION

Bien que basé sur un cycle de 5 jours pour le système « eau — chlorelles — daphnies », notre modèle expérimental a été utilisé pour les maillons « poissons », sur des périodes de 10 et 30 jours. Dans le cadre de cet article, nous nous limiterons aux résultats obtenus après 30 jours d'intoxication.

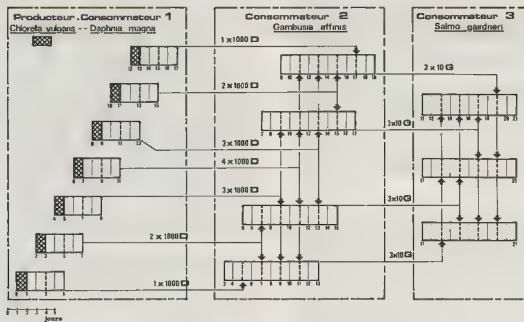
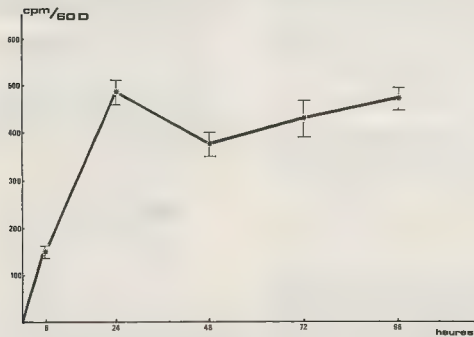


Fig. 4. — Synoptique des enchaînements trophiques sur 21 jours.

Fig. 5. — Dynamique de la fixation du $\text{CH}_3\text{Hg}^+\text{Cl}$ radioactif par les daphnies sur une période de 4 jours.

2.1. SYSTÈME « EAU - CHLORELLES - DAPHNIES ».

La dynamique de la fixation du mercure par les daphnies sur une période de 4 jours est présentée figure 5 (18°C — 1 ppb de $\text{CH}_3\text{Hg}^+\text{Cl}^-$ — suspension de chlorelles : D.O. 665 nm = 12 au temps zéro).

Les quantités moyennes de mercure accumulé, exprimées en coups par minute et pour 60 daphnies (cpm/60 D.) ont une valeur optimale au bout de 24 heures. La présence de mues au sein des populations étudiées explique cette valeur critique et la décroissance de la courbe jusqu'au deuxième jour. Ensuite, l'accumulation du mercure augmente jusqu'au quatrième jour, avec une pente faible et régulière, réduisant les risques d'erreur d'un prélèvement de daphnies après 96 heures de contamination. A ce moment là, la quantité de $\text{CH}_3\text{Hg}^+\text{Cl}^-$ pour 60 daphnies est de $0,203 \pm 0,010 \mu\text{g}$ (valeur calculée sur 74 mesures, avec un coefficient de sécurité P de 0,95).

Les mesures pondérales effectuées sur des lots de 1 000 daphnies, âgées de 11-12 jours, sont de

$0,346 \pm 0,022 \text{ g}$ exprimées en poids frais, et de $0,026 \pm 0,004 \text{ g}$ en poids sec ($P = 0,95$).

La teneur en mercure des daphnies, après 4 jours, est donc de $9,8 \mu\text{g/g}$ (poids frais) et de $126,2 \mu\text{g/g}$ (poids sec). Ce résultat peut être exprimé par un facteur de concentration de 9 800, par rapport à la quantité de mercure initiale dans le milieu (1 ppb). Bien qu'obtenu sur un temps relativement court, il reflète parfaitement le très fort pouvoir d'accumulation de ces organismes filtreurs.

2.2. CONSOMMATEUR SECONDAIRE : *Gambusia affinis*.

Nous avons suivi l'accumulation du méthylmercure dans les gambusies en relation avec les deux voies d'intoxication :

- par l'eau ($1 \mu\text{g}$ de CH_3HgCl /litre),
- par la chaîne (eau + daphnies).

Des comptages radioactifs ont été effectués tous les 4 jours; les résultats obtenus au cours d'une période de 30 jours sont reproduits sur la figure 6.

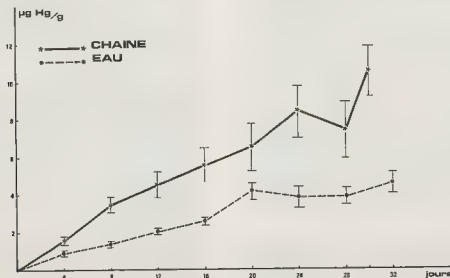
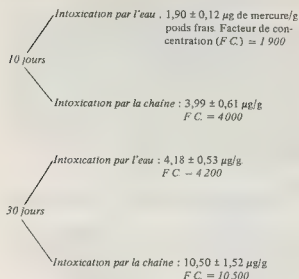


FIG. 6. — Dynamique de l'accumulation du $\text{CH}_3\text{Hg}^+\text{Cl}^-$ par les gambusies en fonction du temps et des deux voies d'intoxication.

Les valeurs que nous retiendrons sont :



Le rôle écotoxicologique joué par la chaîne alimentaire apparaît très nettement : il existe un facteur 2,1 entre les quantités de mercure accumulé par la chaîne et celles accumulées par l'eau au temps 10 jours. Après 30 jours, ce rapport est de 2,5 : ceci traduit une progression quasi-linéaire de l'accumulation du mercure par la chaîne alors que la contamination par l'eau tend vers un palier après 20 jours (courbes figure 6). Ce dernier peut s'expliquer par une saturation progressive des sites de fixation et de pénétration du $\text{CH}_3\text{Hg}^+\text{Cl}^-$ sur les branchies, organe le plus exposé lors de la contamination par l'eau (HANNERZ (L.), 1968).

Ces résultats sont différents de ceux obtenus en 1974 par PAROUTY (G.), et CHAISEMARTIN (C.), sur un modèle expérimental à trois maillons en milieu dulçaquicole, contaminé par des sels de zinc. Ceci peut s'expliquer par les conditions expérimentales, par la nature du polluant étudié, par les différents organismes-concentrateurs utilisés et par l'importance du facteur temps.

Le méthyl-mercure possède une forte affinité pour la matière organique, notamment au niveau des groupes thiols des protéines (FRIBERG (L.) et VOSTAL (J.), 1972). Il s'en suit une accumulation rapide et très stable dans l'organisme. A la suite d'intoxica-

tions chroniques sur 30 jours, des gambusies, replacées en milieu non contaminé, ne présentent aucune décontamination après 10 jours.

2.3. CONSOMMATEUR DE TROISIÈME ORDRE : *Salmo gairdneri*.

Au bout de 30 jours, les taux d'accumulation du méthylmercure dans ces poissons sont les suivants ($P = 0,95$) :

Durée	Vale d'intoxication	mercure (en µg/g poids frais)	Facteur de concentration
10 jours	eau	$0,38 \pm 0,08$	380
	eau	$1,22 \pm 0,25$	1 220
30 jours	chaîne 1	$4,83 \pm 1,18$	4 830
	chaîne 2	$9,12 \pm 2,02$	9 120

Les valeurs obtenues après contamination par l'eau pendant 10 jours et 30 jours sont dans un rapport de 3,2, rapport identique à celui des durées d'expérimentation : ceci montre que le phénomène de palier rencontré pour les gambusies après 20 jours n'apparaît pas chez les truites. De plus, les facteurs de concentration, à période d'intoxication égale, sont beaucoup plus faibles chez cette espèce (380 et 1 900 ; 1 220 et 4 200). Ces différences s'expliquent notamment par le rapport des poids entre ces deux espèces (environ 500), par leurs activités physiologiques et comportementales à 18 °C, etc...

Les facteurs de concentration élevés obtenus sur les « chaînes 30 jours » (truites nourries tous les deux jours par des gambusies ayant eux-mêmes été contaminés pendant 30 jours) mettent en évidence l'effet d'amplification des transferts cumulatifs avec le temps. Ce phénomène, accentué par la quantité de nourriture ingérée (chaîne 2), entraîne des facteurs de concentration de l'ordre de 10 000.

Le prélèvement des organes, effectué sur les truites intoxiquées par l'eau et par les chaînes 1 et 2, après 30 jours, permet une approche de la distribution du mercure dans l'organisme.

Les résultats, exprimés en µg de mercure/g de tissu frais, sont rassemblés sur la figure 7.

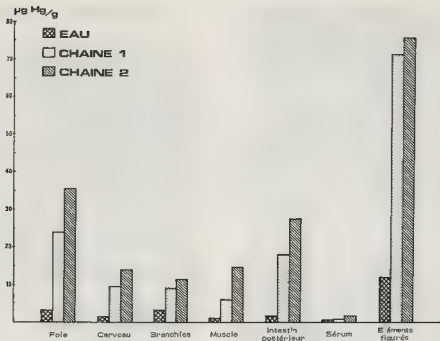


FIG. 7. — Répartition du mercure dans les différents organes de *Salmo gairdneri* (18 °C, 30 jours).

L'étude comparative de cette distribution peut être présentée selon deux critères :

• *Teneur des organes en fonction des deux voies d'intoxication (« organes-cibles ») :*

Le classement par ordre décroissant des organes en fonction de leur teneur en mercure est :

- *après intoxication par l'eau* (30 jours, 1 ppb $\text{CH}_3\text{Hg}^+\text{Cl}^-$) : éléments figurés, branchies, foie, cerveau, intestin postérieur, muscle, sérum.
- *après intoxication par les chaînes 1 et 2* : éléments figurés, foie, intestin postérieur, cerveau, branchies, muscle, sérum.

Dans tous les cas, la quantité de mercure contenue dans les éléments figurés est de beaucoup la plus importante. Ce phénomène a été décrit chez les mammifères par de nombreux auteurs [ALBANUS (L.), FRANKENBERG (L.) et SUNDWALL (A.), 1970, NORDBERG (G.F.), BERLIN (M.H.) et GRANT (C.A.), 1971, NORSETH (T.) et CLARKSON (T.W.), 1970. D'après GIBLIN (F.J.) et MASSARO (E.J.), 1975, TAKEDA,

KUNUGI (T.) et TÉRAO (T.), 1968] la fixation du méthylmercure se ferait essentiellement sur les molécules d'hémoglobine.

Lors d'une intoxication par l'eau, la voie majeure de pénétration du mercure est le mince épithélium semi-perméable des branchies au niveau duquel s'effectuent les échanges entre le milieu extérieur et le sang du poisson [BARBIER (B.), LEYNAUD (G.), CHAMP (P.), 1974].

La quantité de mercure accumulé dans les autres tissus dépend au moins de deux facteurs : le débit sanguin dans l'organe considéré (reins, foie...) et sa densité en sites capables de fixer le mercure (cerveau notamment, très riche en groupements thiols) (BOUQUEGNEAU (J.M.), 1973).

• *Capacité d'accumulation des organes étudiés en fonction de la quantité de nourriture contaminée :*

Cette capacité d'accumulation peut être exprimée par le rapport des teneurs en mercure des différents organes entre les chaînes 1 et 2 (30 jours). Ce

rapport traduit les modifications de la distribution du toxique dans l'organisme lorsque la quantité de nourriture contaminée est augmentée, toutes les autres conditions expérimentales restant identiques.

TABLEAU
Comparaison de la capacité d'accumulation
des différents organes de *Salmo gairdneri*

Rapport des teneurs en mercure	Muscle	Sérum	Intestin postérieur	Foie	Cerveau	Branchies	Éléments figurés
Chaîne 2							
Chaîne 1	2,09	2,04	1,51	1,47	1,40	1,15	1,06

Les rapports inférieurs à 1,2 mettent en évidence une très faible augmentation de l'accumulation du mercure lorsque la quantité de nourriture contaminée est environ deux fois et demi plus importante. Les branchies et les érythrocytes semblent avoir atteint, dans les conditions d'intoxication de la chaîne 1, une teneur optimale en mercure, assimilable à un « seuil de saturation ». À l'opposé, avec des rapports supérieurs à 2, le muscle et le sérum ont fixé des quantités de polluant proportionnellement à celles amenées par le régime alimentaire de la chaîne 2. De ce fait, chez la truite, l'importance relative de la masse musculaire par rapport à son poids total explique le facteur de concentration de l'ordre de 10 000 obtenu avec la chaîne 2, au bout de 30 jours. Pour le sérum, cette augmentation correspond à la saturation des sites de fixation des protéines sériques et à une teneur plus ou moins grande de mercure libre.

Parallèlement à cette étude de la répartition du mercure dans l'organisme, nous recherchons les incidences physiologiques et biochimiques de ces intoxications sur le maillon « truite » :

— au niveau sanguin : dosages des protéines totales et des enzymes circulantes (LDH, MDH, GOT, GPT), électrophoréogrammes en gel de polyacrylamide.

— au niveau hépatique ; dosage des protéines tissulaires et des enzymes précédemment citées, observations structurales et ultrastructurales.

CONCLUSION ET PROSPECTIVE

La mise au point et l'utilisation de chaînes trophiques expérimentales en milieu continental nous a permis de mettre en évidence et de quantifier les transferts cumulatifs du méthyl-mercure depuis un producteur primaire jusqu'à un consommateur de troisième ordre. Ainsi, à partir d'une concentration du milieu de $1 \mu\text{g}$ de CH_3HgCl par litre, pour une température constante de 18°C et pendant 30 jours, le facteur de concentration obtenu pour le maillon « *Salmo gairdneri* » est de l'ordre de 10 000. Ces résultats montrent l'intérêt des expérimentations sur de tels modèles ; bien que très simplifiés, ils font apparaître, à moyen terme, les incidences écotoxicologiques d'un polluant non biodégradable, présent dans le milieu à une dose sub-léthale (ordre du ppb). La plupart des travaux publiés ont été effectués avec des doses élevées (ordre du ppm) et sur des périodes courtes (inférieures à 8 jours). Caractérisant les intoxications aigües et leurs incidences pathologiques sur les organismes, ces travaux ne rendent pas suffisamment compte des intoxications chroniques, proches de celles rencontrées dans les écosystèmes naturels.

Actuellement, notre groupe de recherche oriente ses travaux selon deux axes principaux :

— complexification du modèle existant : effets de synergie entre la température du milieu et le polluant, interactions toxique — antidote (méthyl-mercure et sélénium par exemple), mise au point de réseaux trophiques et de micro-écosystèmes.

— recherches, au niveau moléculaire, des effets toxicologiques sur les membranes cellulaires (fluidité membranaire notamment) : ce programme, en collaboration avec le Centre de Recherche Paul Pascal à Bordeaux (C.N.R.S.), repose sur l'étude des modèles de membranes, mis au point dans ce laboratoire, et sur celle du nerf olfactif du brochet. Ce dernier représente actuellement l'un des meilleurs matériaux biologiques pour l'étude des membranes axonales (électrophysiologie, fluorescence, résonance para-magnétique électronique, etc.). Ce poisson fait partie de nos chaînes expérimentales en tant que consommateur de 3^e ordre.

AUTEURS CITÉS

- ALBANUS (L.), FRANKENBERG (L.) et SUNDWALL (A.), 1970. — Mercury poisoning in cat fed with swedish freshwater fish, FOA 1 — Report 1970.
- ALBANUS (L.), FRANKENBERG (L.), GRANT (C.), 1972. — Toxicity for cats of CH_3Hg in contaminated fish from swedish lakes and of $\text{CH}_3\text{Hg OH}$ added to fish. *Environ. Res.*, 5, 425-442.
- AUBERT (M.), CHARRA (R.) et MALARA (G.), 1969. — Etude de la toxicité de produits chimiques vis-à-vis de la chaîne biologique marine. *Rev. Intern. Océanog. Méd.*, 13-14, 45-72.
- BAKIR (F.), 1973. — Methylmercury poisoning in Iraq. *Sciences*, 181, 230-240.
- BARBIER (B.), LEYNAUD (G.) et CHAMP (P.), 1974. — Les tests de toxicité sur les poissons. *T.S.M. L'eau*, 6, 346-350.
- BOUDOU (A.), CAMBAR (J.) et coll., 1975. — Méthode de dosage du mercure fixé sur la sérumalbumine humaine après électrophorèse en gel de polyacrylamide. *J. Eur. Toxicol.*, 8 (1), 20-25.
- BOUDOU (A.), DELARCHE (A.), RIBREYRE (F.) et MARTY (R.), 1977. — Chaînes trophiques expérimentales : études écotoxicologiques fondamentales et appliquées. *Symbioses*, 9 (1), 57-70.
- BOUQUEGNEAU (J.M.), 1973. — Etude de l'intoxication par le mercure d'un poisson téléostéen *Anguilla anguilla*. I — Accumulation du mercure dans les organes. *Bull. Soc. Roy. Sci. Liège*, 9-10, 440-446.
- CANTON (J.H.), GRÈVE (P.A.), SLOOF (W.) et ESCH (J.), 1975. — Toxicity, accumulation and elimination studies of α -hexachlorocyclohexane with freshwater organisms of different trophic levels. *Wat. Res.*, 9, 1163-1169.
- CUMOND (G.) et MONTEIL (A.), 1973. — Etude de l'accumulation du mercure dans un écosystème aquatique. *Trib. du Cebedeau*, 26 (352), 124-126.
- DAJOZ (R.), 1969. — Les insecticides. P.U.F. édit., 127 p.
- DE COINCY (G.), 1975. — Chaîne trophique expérimentale : méthode de culture d'un producteur primaire (*Chlorella vulgaris*). D.E.A. Université de Bordeaux I, 45 p.
- DELARCHE (A.), 1975. — Ecotoxicité et cytotoxicité du mercure. D.E.A. Université de Bordeaux I, 128 p.
- DONNIER (B.), 1972. — Etude des pollutions chimiques au moyen de chaînes trophodynamiques marines. Application à l'étude d'effluents de papeterie. Thèse Doct. Université Nice, 86 p.
- FONTAINE (Y. A.) et AERERHARDT (A.), 1961. — Etude de la contamination d'une biocénose artificielle d'eau douce par le Césium radioactif. *C.R. Acad. Sci. Paris*, D 252, 3151-3153.
- FRIBERG (L.) et VOSTAL (J.), 1972. — Mercury in the environment. C.R.C. Press édit., 215 p.
- GIBLIN (F.J.) et MASSARO (E.J.), 1975. — The erythrocyte transport and transfer of methyl-mercury to the tissues of the rainbow trout. *Toxicology*, 5, 243-254.
- HANNERZ (L.), 1968. — Experimental investigations on the accumulation of mercury in water organisms. National Nature Conservancy board, Drottningholm, Sweden.
- HARRIS (R.), 1971. — Ecological implications of mercury pollution in aquatic systems. *Biol. Conservat.*, 3 (4), 279-283.
- HOOCK (VAN) (J.), YATES (R.), 1975. — Transient behavior of cadmium in a grassland arthropod food chain. *Environ. Res.*, 9, 76-83.
- HUCKABEE (J.), GOLDSTEIN (P.), 1974. — Dynamic redistribution of CH_3Hg in a pond ecosystem. Proc., 1st. Ann. NSF. trace contaminants conf. Oak Ridge Natl. Lab., Oak Ridge, Tenn.
- JENSEN (S.), JERNELOV (A.), 1969. — Mercury methylation of mercury in aquatic organism. *Nature*, 223, 753.
- JERNELOV (A.), LANDNER (L.), LARSSON (T.), 1975. — Swedish perspectives on mercury pollution. *J. WPCF*, 47 (4), 810-822.
- JOHNSON (T.), 1974. — Aquatic food chains models for estimating bio-accumulation and biodegradation of xenobiotics. U.S. Depart. of the Interior, Fish and Wildlife Service, Fish — pesticides research laboratory, Route 1, Columbia, Missouri 65201.
- KANAZAWA (J.), ISENSEE (A.R.), KEARNEY (P.C.), 1975. — Distribution of carbaryl and 3,5 — xylylmethyl carbamate in an aquatic model ecosystem. *J. Agric. Food. Chem.*, 23 (4).
- KELSO (J.), 1974. — Organochlorine residues, mercury, cooper and cadmium in yellow perch, white bass and smallmouth bass. Long Point Bay Lake Erie. *Trans. Am. Fisheries society*, 103 (3), 577-581.
- KING (S.), 1964. — Uptake and transfer of cesium 137 by *Chlamydomonas*, *Daphnia* and bluegill fingerlings. *Ecology*, 45 (4), 852-859.

- KRUMHOLZ (L.), 1956. — Observation on the fish population of a lake contaminated by radioactive wastes. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, **110** (4), 277-368.
- LANDNER (L.), 1971. — Biochemical Model for the Biological methylation of mercury suggested from methylation studies, in vivo, with *Neurospora crassa*. *Nature*, **230**, 452-453.
- LANGLEY (D.), 1973. — Mercury methylation in an aquatic environment. *J. Wat. Poll. Cont. Fed.*, **45** (1), 44-51.
- LAUMOND (F.), 1973. — Experimental investigations, in laboratory, on the transfer of Hg in marine trophic chains. *Rev. Intern. Oceanog. Med.*, **31-32**, 47.
- LILLELUND (K.), 1974. — Considerations on testing the accumulation of pesticides by means of artificial food chains. *Ber. dt. Wiss. Kommn. Meeresforsch.*, **23**, 308-316.
- LU (P.Y.), METCALF (R.L.), HIRWE (A.S.), WILLIAMS (J.W.), 1975. — Evaluation of environmental distribution and fate of hexachlorocyclopentadiene, chlor-dene heptachlor and heptachlor epoxide in a laboratory model ecosystem. *J. Agric. Food Chem.*, **23** (5), 967-973.
- LU (P.Y.), METCALF (R.L.), FURMAN (R.), 1975. — Model ecosystem studies of lead and cadmium and of urban sewage sludge containing these elements. *J. Environ. Qual.*, **4** (4), 505-509.
- METCALF (R.L.), SHANGA (G.K.), KAPOOR (I.P.), 1971. — Model ecosystem for the evaluation of pesticide biodegradability and ecological magnification. *Envir. Sci. and Technol.*, **5** (8), 709-713.
- MUGEL, VILAND, FÉRARD, GROSSE, JOUANY, PIHAN, 1976. — Prototypé d'un appareil permettant de réaliser une chaîne alimentaire d'eau douce en vue d'évaluer le coefficient d'écotoxicité d'une substance. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **101** (5), 954-955.
- NELSEN (J.J.), 1975. — A model for the movement of selenium in a closed aquatic system. *Dissertation Abs.*, **36** (75-15), 268.
- NORDBERG (G.F.), BERLIN (M.H.) et GRANT (C.A.), 1971. — Methyl mercury in the monkey autodiagraphical distribution and neurotoxicity. *Proc. 16th Int. Cong. Occup. Health, Tokyo, 1971*, 234.
- NORSETH (T.) et CLARKSON (T.W.), 1970. — Studies of the biotransformation of Hg — labeled methyl mercury chloride in rats. *Arch. Environ. Health*, **21**, 717-724.
- PAROUTY (G.), CHAISEMARTIN (C.), 1974. — Analyse expérimentale des transferts d'un micropolluant (⁶⁵Zn) au consommateur terminal dans un écosystème dulçaquicole. Communication personnelle.
- POTTER (L.), KIDD (D.), STANDIFORD (D.), 1974. — Mercury levels in lake powell: bioamplification of Hg in man made desert reservoir. *Environ. Sc. Technol.*, **8** (13), 41-46.
- RAMADE (F.), 1972. — Le mercure tue. *Science Progrès, Découverte*, **344**, 9-19.
- RAMADE (F.), 1974. — Eléments d'écologie appliquée. Ediscience, 522 p.
- RAMADE (F.), 1977. — Ecotoxicologie. Masson édit., 205 p.
- RIBEYRE (F.), 1976. — Conception et réalisation d'un compteur électronique de daphnies. (Communication personnelle).
- TAKEDA (Y.), KUNUGI (T.) et TERAO (T.), 1968. — Mercury compounds in the blood of rats treated with methylmercury chloride. *Toxicol. Appl. Pharmacol.*, **13**, 165-168.
- UI (J.), 1971. — Mercury pollution of sea and freshwater. Its accumulation in water biomass. *Rev. Int. Oceanog. Med. F.C.*, **22** (3), 79-128.
- WALTER (C.M.), BROWN (H.G.), HENSLEY (C.P.), 1974. — Distribution of total Hg in the fishes of Lake Oaoh. *Wat. Res.*, **8**, 413-418.
- YU (C.C.), BOOTH (G.M.), HANSEN (D.J.), LARSEN (J.R.), 1975. — Fate of alachlor and propachlor in a model ecosystem. *J. Agric. Food Chem.*, **23** (5), 877-879.

ÉTUDE DU COMPLEXE ENTOMOLOGIQUE LIÉ AUX CÔNES DE PIN SYLVESTRE EN FORÊT DE FONTAINEBLEAU ^(*)

par Alain ROQUES (*)

RÉSUMÉ

Le cône du pin sylvestre peut être considéré comme une unité végétale vivante possédant des caractéristiques morphologiques, physiologiques et de développement propres, et remplissant une fonction précise dans le cycle reproducteur du pin sylvestre

L'étude de son développement (croissance, hygrothermie, modifications biochimiques) permet de distinguer plusieurs phases différentes en rapport avec l'évolution des caractères physiologiques du cône, de la teneur en eau en particulier. Ainsi la première année de développement est marquée essentiellement par l'initiation des cônelets, et ce n'est qu'au début de la seconde année que le cône prend son aspect définitif, après une intense période de croissance, que l'on peut également diviser en quatre phases différentes.

Le premier aspect important qui ressort de cette étude est l'existence d'étroites corrélations phénologiques entre le végétal et les différents éléments du complexe biologique du cône. C'est la précision de cette coïncidence qui va déterminer la formation et la composition du complexe animal. En effet, une étude de la mortalité des cônes au cours de leur développement révèle d'abord que les différents facteurs (facteurs climatiques, pollinisation, consommateurs primaires) interviennent à des temps différents, et ensuite que, parmi les consommateurs primaires, l'intervention des diverses espèces d'insectes et de vertébrés a lieu à des moments précis et différents en liaison avec les caractéristiques physico-chimiques et nutritionnelles du cône. Il s'ensuit évidemment des

conséquences différentes suivant les espèces sur les caractères physiologiques du cône attaqué (résine, hygrothermie interne, nombre de graines libérées, longueur, chute prématurée, etc.). En même temps, cette intervention de facteurs biotiques, qui est un phénomène dynamique, modifiant progressivement le cône, va constituer son propre frein par la disparition des caractères qui avaient permis son apparition, et permettre également à d'autres facteurs de s'exprimer, alors qu'il leur était impossible de le faire jusqu'à ce moment. C'est ainsi que nous avons pu dégager, au cours du développement des cônes, des phénomènes de succession d'insectes.

De plus, cette phénologie de l'attaque, en corrélation avec la production de cônes et les autres facteurs liés à l'arbre (strate, densité, peut-être quadrant) a des conséquences évidentes sur les rapports inter- et intra-spécifiques au sein du complexe biotique, qui apparaissent clairement lorsque l'on regarde l'évolution de ce complexe en fonction de l'âge de la parcelle.

L'autre aspect important qui ressort de cette étude est l'existence d'une deuxième corrélation phénologique, extérieure celle-ci au cône et à son complexe, entre chacun des éléments du complexe et la biocénose de la pinède, tant du point de vue végétal que du point de vue animal (ravageur, parasite). Les productions de cônes sont ainsi fonction de la production des autres organes du pin sylvestre, tandis que les populations de ravageurs du cône sont régulées, tant directement que

(*) Station de Zoologie et de Biocoenotique Forestières, Centre de Recherches Forestières d'Orléans, Ardon — 45160 Olivet.

par l'intermédiaire des parasites entomophages, de manière extrinsèque, en liaison avec les taux de population des ravageurs des autres organes du pin sylvestre.

Le complexe animal lié au cône, bien que se formant en relation avec le développement propre du cône voit

ainsi l'ensemble de ses caractères quantitatifs contrôlés par la biocénose de la pinède (régulation extrinsèque).

On peut ainsi définir le cône et son complexe animal comme une mérocénose.

SUMMARY

The cone of the scotch pine may be considered as a plant living unit having its own morphological, physiological, and development features, and having a definite function in the reproductive cycle of the scotch pine. By studying its development (growth, hygrothermic, biochemical changes) it has been possible to notice several different stages connected to the evolution of the physiological characteristics of the cone, particularly the water content. Thus, the first year of development is particularly marked by the conelets initiating, and it is only at the beginning of the 2nd year that the cone gets its final look, after an intensive period of growth, that can itself be divided into four different parts.

The first important fact resulting from these investigations is the existence of close phenological correlations between the plant and the various factors of the biological complex of the cone.

The development and composition of the animal complex is determined by the precision of the coincidence. Indeed by studying the cones mortality throughout their development it appears first that the various factors (climatic factors, pollination, primary consumers) occur at different times, and then, that among the primary consumers the various insect and vertebrate species appear at accurate times, differing according to the physico-chemical and nutritional characteristics of the cone. Of Course, this has different results according to the species upon the physiological characteristics of the damaged cone (resin, interval hygrothermics, number of seeds released, length, premature fall, etc.). At the same time, the occurrence of biotic

factors, which is a dynamic process, modifying progressively the cone, thus restraining itself because the conditions of its own existence disappear, and let other evolve which were repressed until this time. Thus, we have been able to bring out processes of insect succession during the cone development.

Moreover, this phenology of the attack connected to the cone production and to other factors proper to the tree (*Strata*, density, perhaps *quadrat*) has evident consequences upon the inter and intraspecific relationships among the biotic complex, which appear clearly through the evolution of this complex according to the age of the plot. The other important point resulting from this study is the existence of a second phenological correlation, this one external to the cone and its complex, and acting between each element of the complex and the biocenosis of the pine plantation, from the plant point of view as well as the animal (pest, parasite).

The productions of cones are thus in connection with the production of other parts of the scotch pine, while the populations of the cone pests are regulated either directly or through the entomophagous parasites, in an external way; in relation with the rate of pest populations on the other parts of the scotch pine. Although the animal complex related to the cone evolves in connection with the own development of the cone, the whole quantitative characteristics are controlled by the pine plantation biocenosis (extrinsic regulation).

Thus it is possible to define the cone and its animal complex as a "Meroecosis".

INTRODUCTION

Les cônes sont le résultat de l'évolution des inflorescences femelles de la plupart des Gymnospermes (Pinacées, Taxodiaceées, Araucariacées, certaines Cupressacées). Ils peuvent donc être considérés comme des unités végétales possédant des caractéristiques ontogéniques, morphologiques et physio-

logiques propres. L'étude de leur développement (ROQUES, 1975) permet de distinguer plusieurs phases, en relation avec des modifications biochimiques. Ainsi pour *Pinus sylvestris* à Fontainebleau, l'inflorescence femelle apparaît au printemps, et son évolution dure deux années. La première année (*n*) correspond, après la pollinisation (mi-mai), à sa transformation en un cônelet brun mat de 7 à

10 mm de long. Au printemps suivant ($n + 1$), le cônelet subit une croissance intense et se transforme en cône ovoïde de 3 à 8 cm de long, courtement pédonculé, de couleur vert clair; cet organe très riche en eau se lignifie à partir du mois de juin. A l'automne, le cône prend une teinte vert brun à brun jaunâtre mat. Il s'ouvrira au printemps l'année suivante ($n + 2$), pour disséminer ses graines et tombera de l'arbre à partir de fin avril.

Au cours de son évolution, le cône constitue donc un habitat particulier et souvent unique pour certains insectes tout en étant simultanément une source directe ou indirecte de nourriture; il peut être considéré comme une unité homogène dans laquelle se développent différentes espèces, qui possèdent, tant avec le cône qu'entre elles, des relations particulières.

Les interrelations existant à l'intérieur de ce complexe végétal animal, ainsi que les relations liant ce complexe à la pinède environnante, sont des plus variées. Mais alors que les insectes ravageurs des cônes et graines de conifères ont déjà fait l'objet d'un grand nombre d'investigations en relation avec l'importance économique des graines, peu nombreux sont les travaux qui essaient de préciser ces interrelations. La plupart se limitent, au contraire, à la description des ravageurs et de leurs dégâts respectifs. Quelques chercheurs se sont toutefois engagés dans cette voie et ont essayé de répartir les espèces liées aux cônes en groupes spécifiques plus ou moins stables. Par exemple HOLSTE (1922) suggère de les diviser en neuf groupes qui diffèrent par leurs caractéristiques trophiques. GYORFII (1956) propose de les répartir en deux groupes principaux suivant leur degré de dépendance envers les cônes (Conobiontes qui effectuent toujours une partie au moins de leur développement dans les cônes; Conoxènes ou habitants occasionnels des cônes), et subdivise ensuite ces groupes en fonction de la région attaquée (graines uniquement : seminiophages; cônes et graines : conoséminiphages; tissus du cône uniquement : conophages). AREND (1967) et surtout STADNISKYI (1972) ont repris cette classification en la développant. STADNISKYI classe les habitants des cônes dans les groupes suivants :

— *Stenoconobiontes* associés exclusivement aux cônes du conifère considéré (et occasionnellement à des cônes d'autres conifères);

— *Hétéroconobiontes* susceptibles de se développer dans d'autres organes de l'arbre.

Pour notre part, nous pensons que ces classifications sont importantes à considérer bien que toute classification se heurte à des possibilités de variations comportementales des individus ainsi « classifiés ». Elles permettent en effet de mieux préciser la place et le rôle de chaque espèce et surtout d'obtenir une vision globale de l'ensemble du complexe animal-végétal, et de ses possibilités d'évolution, comme nous le verrons par la suite. Notre étude sur les insectes des cônes de *Pinus sylvestris* a été conduite dans cette optique.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Plusieurs parcelles de la forêt de Fontainebleau possédant des caractéristiques différentes ont été étudiées simultanément d'octobre 1972 à 1974.

TABLEAU I
Caractéristiques des parcelles d'étude

Parcelle	Caractéristiques
Plaine de la Solle	Vieux pins isolés de plus de 40 ans (Régénération naturelle)
Polygone	Plantation d'environ 25 ans, densité faible.
La Hase	Plantation de 15 ans.
Mare aux Couleuvreux	Jeune plantation. 3 pins plus vieux porteurs de cônes (15 ans).
Henri IV	Vieux pins isolés de plus de 40 ans.
Deschamps	Plantation de 15 ans, densité forte.

L'estimation globale de la production de cônes et de l'attaque des ravageurs dans ces parcelles a été effectuée en choisissant 10 arbres par parcelle et en récoltant à l'automne, en 1972, 1973 et 1974, les cônes tombés à terre, quadrant par quadrant, selon la méthode de récolte mise au point par LABERCHE (1970) et GUITTET. Nous avons ensuite cartographié cônes et cônelets de 40 branches dif-

férentes (10 par quadrant), appartenant à 10 arbres différents. En suivant leur évolution au cours d'un cycle complet de développement des cônes, il a été possible d'établir des tables de mortalité et de déterminer les liens chronologiques entre l'intervention des divers facteurs de mortalité et le développement des cônes. Parallèlement la mise en place sur 250 cônes de bonnettes dites « d'attaque », constituées d'un simple manchon de gaze que nous retirions pendant des périodes précises, a permis de déterminer la période exacte d'attaque des différents ravageurs, le cône n'étant exposé à leur attaque que pendant la période où la bonnette était enlevée.

L'impact de chaque espèce, et sa modification au cours du temps, a été apprécié en effectuant des prélèvements hebdomadaires de 75 cônes attaqués pris au hasard; parmi ceux-ci, 25 étaient placés en éclosoirs individuels sous abri, et les 50 autres décortiqués, les insectes obtenus étant conservés en alcool. Cependant la plupart des insectes ne passant pas tout leur cycle dans le cône, il était impossible à l'aide de ces seules méthodes de suivre leur développement dans son intégralité. Pour compléter nos observations, nous avons mis au point un élevage au laboratoire sur milieu semi-synthétique, à l'aide du milieu « Poitout » (POITOUT et BUES, 1970) utilisé pour l'élevage des *Noctuidae*, auquel nous avons adjoint une certaine quantité de poudre de cône.

Par ailleurs, l'emploi de bacs de glu et de manchons de glu disposés respectivement au sol à la verticale du cône et sur la branche portante a permis de capturer les insectes qui quittaient le cône pour aller se nymphoser dans le sol. Dix pièges d'émergence (ou photoelectors) du type de ceux qui ont été utilisés par FUNKE (1971) placés sous les mêmes arbres que les bacs de glu ont ensuite permis de déterminer la période d'émergence des adultes de ces espèces.

I. — COMPOSITION DU COMPLEXE ANIMAL LIÉ AUX CÔNES DE PIN SYLVESTRE A FONTAINEBLEAU

37 espèces animales ont été récoltées à Fontainebleau, associées aux cônes de *Pinus silvestris*, mais

seulement 33 d'entre elles peuvent être considérées comme vraiment liées aux cônes de *Pinus silvestris*, les quatre autres espèces (toutes des Hyménoptères parasites) n'étant représentées que par un seul exemplaire récolté en 4 ans.

Nous avons classé ces espèces (Tableau II) en fonction de la nature des liens qui les associent aux cônes, en reprenant la classification proposée par STADNITSKYI (1972) pour les cônes d'*Epicea*. Nous avons cependant ajouté aux critères distingués par cet auteur (degré de dépendance envers les cônes, nature de la liaison trophique) trois autres critères qui nous semblent importants.

— la notion de ravageur primaire et secondaire : celle-ci est essentielle à la compréhension des mécanismes de succession au cours du cycle d'un même cône. Les ravageurs peuvent en effet n'attaquer que les cônes présentant un état physiologique plus ou moins déficient, lié en particulier à une attaque préalable d'insectes (ravageur secondaire au sens d'ESCHERICH, 1935), ou bien d'attaquer les cônes sains (ravageur primaire). Cette distinction n'est toutefois pas absolue car il existe des espèces intermédiaires, et certains ravageurs secondaires peuvent se comporter sous des conditions définies en ravageurs primaires.

— la nature des relations liant l'espèce au cône : cette relation peut être en effet, trophique ou liée uniquement au problème de l'abri (hivernation, en particulier).

— la notion de déprédateurs externes : il a été récemment établi que certains insectes correspondent à un tel mode d'action. Aux U.S.A. et au Canada, les Hémiptères Hétéroptères *Leptoglossus corculis* Say. (KUCERA, 1972 et de BARR, 1967) et *Tetyra bipunctata* (H.S.) (De BARR, 1967) se comportent en déprédateurs externes de graines de *Pinus taeda* L., *Pinus palustris* Mill. et *Pinus ellioti* Engel, en insérant leurs stylets jusqu'aux graines. La punaise reste entre les bractées et ne pénètre jamais à l'intérieur du cône.

Comme l'indique le tableau II, les seuls déprédateurs externes observés ont été des Rongeurs (Ecu-reuil) et des Oiseaux (Sittelle).

*Composition de la mérocénose des cônes de pin sylvestre
à Fontainebleau.*

[illegible]

Les espèces qui pénètrent à l'intérieur du cône (Conobiontes), appartiennent toutes à la classe des insectes. Les Conobiontes peuvent être divisés en trois groupes suivant la nature de la relation qui les lie aux cônes : Conotrophes, Hivernants et Parasites et Prédateurs.

— *Les Conotrophes*, liés aux cônes uniquement par des relations trophiques, représentent 10 des 31 espèces de Conobiontes. Parmi ces espèces, on peut distinguer 3 espèces de Stenoconobiontes, qui ne peuvent se développer que dans les cônes. Ces espèces coïncident ici avec les ravageurs principaux et sont toutes primaires. Il s'agit des Lépidoptères *Barbara margarotana* H.S. et *Enarmonia conicolana* Heyl. (*Tortricidae*), et du Coléoptère *Pissodes validirostris* Gyll. (*Curculionidae*). D'autres subdivisions peuvent être introduites dans ce groupe suivant que l'ensemble du développement préimaginal se déroule dans le cône (Conophile) ou non (Conoxène).

Les 7 autres espèces Conotrophes peuvent se développer dans d'autres organes que le cône, en particulier les pousses et rameaux et sont classées parmi les espèces Heteroconobiontes. Parmi elles, cinq espèces (dites Phytotrophiques) consomment la matière végétale vivante : 1 Lépidoptère *Pyrallidae*, *Dioryctria mutata* Fuchs., espèce très abondante et en général secondaire; 2 Lépidoptères *Tortricidae*, souvent confondus sous le nom de Tordeuse des pousses de pin sylvestre, *Rhyacionia buoliana* Schiff. et *Rhyacionia pinicolana* Dbld, qui se comportent en ravageurs primaires; 2 Coléoptères (1 *Scolytidae*, 1 *Anobiidae*) qui présentent une très faible fréquence.

Les 2 autres espèces (dites Eurytrophiques) se développent sur les matières végétales en décomposition, les champignons etc... et sont donc secondaires. Il s'agit de deux Diptères. La première espèce, *Camptomyia pinicolana* Mamaev (*Cecidomyiidae*), qui n'était connue que d'U.R.S.S., peuple à l'état larvaire environ 80 % des cônes attaqués; la seconde espèce, *Haplegiella laevifrons* LW. (*Chloropidae*) est par contre beaucoup moins fréquente (ROQUES, 1976, 1).

— *Les Hivernants*. Trois espèces utilisent les cônes attaqués comme abri pour l'hivernation. La

fourni *Leptothorax affinis* Mayr. a été capturée dix neuf fois en trois ans à l'état de reine et d'ouvrières isolées, mais aussi de colonies (jusqu'à 191 individus/cône) dans les cônes sur arbre.

Le Coléoptère *Coccinellidae Rhizobius chrysomeloides* Hbst hiverne fréquemment dans les cônes attaqués puis libérés par *B. margarotana* H.S. Peu de données existent sur la troisième espèce, un Hyménoptère Sphécoïde, qui semble rare.

— *Les Parasites et Prédateurs* qui constituent la troisième catégorie de Conobiontes sont représentés par 17 espèces d'Hyménoptères, de Diptères et de Planipennes. Aucune de ces espèces ne semble cependant strictement monophage, même dans le cas des parasites des insectes sténococonobiontes. Chacune de ces espèces s'attaque en effet également à un ou plusieurs autres ravageurs du pin sylvestre tel *Pissodes notatus* F., *Petrova resinella* L. etc..

2. — IMPORTANCE DU RÔLE DES INSECTES PARMI LES FACTEURS DE MORTALITÉ DES CÔNES

Le relevé à des périodes déterminées (une fois par mois) de l'état des cônes et cônelets cartographiés à la parcelle de la Solle a permis d'établir des tables de mortalité pour les générations de cônes 1972 et 1973 (Tableaux III et IV) et d'apprécier l'intervention des divers facteurs de mortalité, aux différents moments du cycle du cône. Ces tables révèlent ainsi que seulement 38 % des cônes de la génération 1972 et 24 % de la génération 1973 se sont développés normalement jusqu'à terme, du fait de l'influence conjuguée des Vertébrés, des Insectes et de divers facteurs tels l'absence de pollinisation ou les facteurs climatiques (gel, sécheresse). Cependant ces tables ainsi que la Figure 1 montrent d'une part que le processus de destruction des cônes n'est pas un phénomène continu, et d'autre part qu'il existe une étroite coïncidence phénologique entre le développement du végétal et l'intervention de ces divers facteurs de mortalité.

— *Mortalité des fleurs femelles et des cônelets* (juin de l'année n à avril de l'année $n + 1$).

TABLEAU III
Table de mortalité des cônes de la parcelle de La Solle.
Génération 1972.

Stade	Date de contrôle	Survivants	I_x (Nb/branche)	Facteurs de mortalité	Décès (D_x) (nb)	Quotient de mortalité	Taux de survie
Fleur femelle	5. 1972	755	24,35	Avortement Mangé par insectes	1,67 (52) 0,16 (5)	6,85 0,66	0,9249
					1,83	7,51	
Conelet de 4 mois	9. 1972	698	22,7	Inconnu	0,10 (3)	0,44	
Conelet de 11 mois	4. 1973	695	22,4	Avortement Chenilles diverses	1,1 (34) 0,32 (10)	4,91 1,42	0,9956
					1,42	6,33	
Conelet de 12 mois	5. 1973	651	21	<i>Barbara</i> Vertébrés <i>Pissodes</i> Inconnu <i>Enarmonia</i> (non relevée)	2,80 (85) 0,70 (23) 0,20 (6) 0,98 (30) 4,68	12,50 3,12 0,89 5,80 22,31	0,9375
Cône de 14 mois	7.1973	507	16,3	(<i>Barbara</i> + <i>Dioryctria</i>) <i>Dioryctria</i> Vertébrés Inconnu Ouvert	(0,87) (27) 0,16 (5) 2,00 (62) 0,38 (12) 0,10 (3)	(5,33) 0,98 12,26 2,33 0,61	
					2,64	16,18	0,8382
Cône de 16 mois	9. 1973	425	13,7	Vertébrés Inconnu	2,80 (87) 1,39 (44)	20,43 10,13	0,6944
Cône de 18 mois	11. 1973	294	9,4		4,19	30,56	

TABLEAU IV
Table de mortalité des cônes de la parcelle de La Solle.
Génération 1973.

Fleur femelle	5. 1973	114	3,68	Avortement Mangé par insectes	0,58 (18) 0,10 (3)	15,78 2,63	0,8159
					0,68	18,41	
Conelet de 4 m	9. 1973	93	3	Inconnu	0,10 (3)	3,33	
Conelet de 11 m	4. 1974	90	2,90	Avortement Chenilles Inconnu	0,19 (6) 0,07 (2) 0,19 (6)	6,55 2,41 6,55	0,8448
					0,45	15,51	
Conelet de 12 m	5. 1974	76	2,45	<i>Barbara</i> <i>Enarmonia</i> <i>Phycoloma</i> <i>Pissodes</i>	1,09 (34) 0,17 (5) 0,03 (1) 0,03 (1)	37,05 5,51 1,03 1,03	
					1,39	44,62	0,4612
Cône de 14 mois	7.1974	35	1,13	(<i>Barbara</i> + <i>Dioryctria</i>) <i>Dioryctria</i> Vertébrés	(0,29) (9) 0,03 (1) 0,10 (3)	(25,89) 2,67 8,92	
					0,13	11,59	0,8841
Cône de 16 mois	9. 1974	31	1	Vertébrés Inconnu	0,07 (2) 0,03 (7)	7 3	
Cône de 17 mois	10. 1974	28	0,90		0,10	10	0,9000

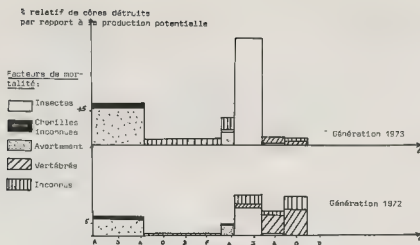


FIG. 1. — Phénologie de l'intervention des différents facteurs de mortalité pour les générations 1972 et 1973 à La Solle.

La mortalité à ce stade est beaucoup plus importante que l'on aurait pu le supposer (de 17,75 à 33 % de la production potentielle de cônes). Mais les fleurs femelles et les cônelets néoformés étant relativement impropres à la consommation par les animaux, elle est essentiellement due à des facteurs d'origine végétale ou abiotique (avortement par absence de pollinisation, avortement par sécheresse en été, avortement sous l'action du gel en hiver). L'attaque des insectes est à ce moment très limitée et d'ordre généralement indirect. Ainsi les chenilles de Tordeuses des pousses et des bourgeons, peuvent au printemps, par leur action sur ces organes, entraîner un arrêt de la circulation de sève au niveau du verticille attaqué et entraîner un dépérissement des cônelets du même verticille.

— *Mortalité durant la période de croissance* (avril à juillet de l'année $n + 1$).

Les cônelets reprennent leur activité physiologique interrompue en hiver vers le début avril. A partir de ce moment, le cônelet se gorge progressivement en eau, tout en entamant un processus d'élongation. Le maximum de teneur en eau est observé fin mai-début juin et coïncide avec la concentration maximale en substances nutritives, tandis que celles en cellulose et hemicellulose sont minimales. En

juillet commence le processus de lignification; les réserves hydrocarbonées diminuent alors que le taux de cellulose augmente. La teneur en eau s'abaisse brusquement. DICKMANN et KOZŁOWSKI (1969) en concluent que les réserves sont transformées en matériaux cellulodiques qui servent à la formation de cloisonnements et des tissus des graines.

Des corrélations phénologiques très fines vont s'établir entre les différentes phases de ce processus de croissance et l'attaque des différentes espèces d'insectes (Figures 2 et 3). Ainsi la pénétration des insectes conophages et conosemiphages a lieu pendant la première partie de ce processus, alors que les cônes sont riches en réserves, gorgés d'eau et propices à la pénétration mécanique des jeunes larves. Par exemple, l'attaque des chenilles de *Barbara margarotana* H.S. (Figure 2) commence avec le début de la phase d'élongation, présente son maximum une semaine avant le maximum de teneur en eau, puis décroît parallèlement à celle-ci pour cesser complètement avec le début de la lignification. Chez *Pissodes validirostris* Gyll. le pourcentage relatif d'œufs déposés croît en suivant exactement l'augmentation de la teneur en eau (maximum identique) pour décroître avec elle (ROQUES, sous presse). Toutes les larves issues de ces œufs auront ainsi la

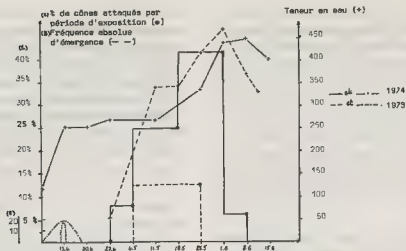


FIG. 2 — Relation entre la teneur en eau des cônes, l'émergence et l'attaque des *B. margaritana* en 1973 et 1974 (méthode des bonnettes).

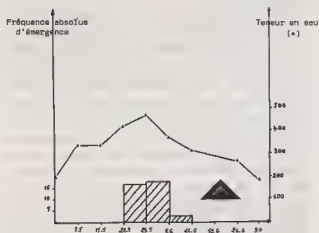


FIG. 3 — Relation entre la teneur en eau du cône, l'émergence des imago (en hachuré) et l'éclosion des œufs d'*Enarmonia* (en sombre).

possibilité d'accéder au moins au deuxième stade larvaire (mandibules robustes) avant la lignification. Par contre, chez *Enarmonia conicolana* Heyl., (Figure 3), espèce séminiphage, la ponte s'effectue pendant la période de décroissance de la teneur en eau (mi-juin). Les jeunes chenilles éclosent pendant le stade de lignification, en coïncidence avec l'arrivée à maturité des graines du cône.

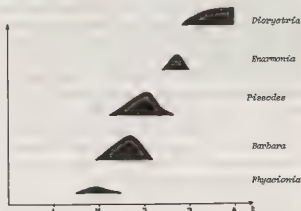


FIG. 4. — Phénologie de l'attaque des différents insectes (année $n+1$).

L'ordre d'attaque des quatre ravageurs primaires est ainsi toujours le même (Figure 4). *Rhyacionia buoliana* Schiff. et *Rhyacionia pinicolana* Dbld, puis *Barbara margaritana* H.S., *Pissodes validirostris* Gyll. et *Enarmonia conicolana* Heyl., les périodes d'attaque pouvant cependant se chevaucher plus ou moins complètement. Cet ordre d'attaque joue évidemment un rôle important dans la formation et les modifications du spectre des ravageurs, en liaison avec les fluctuations de la production. Cet aspect sera examiné plus tard.

En règle générale, la mortalité au cours de cette période semble être la plus importante de tout le cycle du cône (19,06 % et 35,94 % du total des cônes potentiels en 1972 et 1973) et *due quasi-uniquement aux insectes*. C'est ce qu'observent également MATTSON (1972) et KUCERA (1972) sur *P. resinosa* Ait. et *P. taeda* L.

L'attaque des écureuils est à cette étape extrêmement réduite (3,04 % en 1972, 0 % en 1973).

— *Mortalité des cônes après la période de croissance* (juillet de l'année $n + 1$ à avril de l'année $n + 2$) :

Le cône est à cette étape lignifié, et ses réserves sont quasiment épuisées. Les graines représentent alors le seul élément nutritif du cône. Seules les chenilles âgées aux mandibules bien sclérifiées comme celles de *Dioryctria mutata* vont pouvoir pénétrer dans le cône lors de cette période. Cependant ces chenilles colonisent préférentiellement les cônes déjà attaqués par *Barbara* ou *Pissodes*, et le pourcentage global des cônes attaqués ne variera que très faiblement (moins de 1 %) de juillet à octobre.

Par contre les Vertébrés (Sitelles et Écureuils) peuvent détruire une grande quantité de cônes en été (de 2 à 8 %) et surtout en hiver (jusqu'à 17 %) et manifester une activité aussi destructive que les insectes au cours de la phase de la croissance des cônes (cas de la production de 1972).

3. — INFLUENCE DE LA PRODUCTION DE CÔNES SUR LA COMPOSITION DU COMPLEXE ENTOMOLOGIQUE

COULSON et FRANKLIN (1970) et surtout MATTSON (1971, 1972) ont montré que les dégâts dus aux insectes s'accroissent régulièrement si la production de cônes augmente ou reste stationnaire suivant la loi $D_t = D_0 R^{t-1}$ (où D_t représente le dégât pour l'année, D_0 le dégât pour $t = 1$, et R le facteur annuel d'augmentation sous des conditions d'abondance en cônes).

Cependant la production n'augmente pas en continu, mais présente généralement des variations importantes d'une année sur l'autre en particulier

du fait de l'existence d'un feed-back négatif au niveau de cette production (MATTSON, 1971). La population d'insectes tendant dans l'absolu à s'accroître annuellement, une réduction notable de la production d'une année sur l'autre va ainsi conduire à une augmentation très forte du taux d'attaque, les insectes occupant le maximum de cônes possibles. MATTSON (1971) signale d'ailleurs des cas de destruction totale de la production

Nous avons observé le même phénomène (Tableaux III et IV); une diminution de 24,4 cônes par branche (1972) à 3,6 cônes par branche (1975) correspond à une augmentation du taux global d'attaque de 38 à 45 % (Insectes plus Vertébrés) et une augmentation du taux d'attaque des insectes de 15 à 41 % entre les productions de 1972 et 1973. Dans le même temps, le nombre de cônes attaqués par les insectes passe de 113 à 47. La population d'insectes et le nombre de cônes attaqués sont ainsi réduits en valeur absolue malgré une augmentation du taux d'attaque, lorsque la production de cônes de l'année courante est inférieure au nombre de cônes attaqués par les insectes l'année précédente.

Cependant cette observation n'est pas vérifiée dans tous les cas, mais dépend de la composition du complexe entomologiques. En effet, l'existence d'une majorité d'Hétéroconobiontes, pouvant se procurer une source alternative de nourriture en cas de régression de la production de cônes modifie cette tendance; la constitution d'un tel réservoir de population pour les Hétéroconobiontes leur permet de maintenir leur population au moins au même niveau que l'année précédente et supprime ainsi l'amortissement observé plus haut. Une dominance de ravageurs Sténocobiontes amène évidemment à l'effet inverse (cité aussi par LYONS, 1957).

Une augmentation continue sur plusieurs années tendra à favoriser les espèces Sténocobiontes, en même temps qu'elle tendra à diminuer la diversité des espèces, une des espèces devenant de plus en plus dominante.

Une régression de la production diminuera par contre fortement le taux de Sténocobiontes par rapport aux Hétéroconobiontes, et augmentera en mé-

me temps la diversité, les pourcentages d'espèces dominantes diminuant plus que les autres. Ainsi l'année suivante, les espèces non dominantes seront plus nombreuses, relativement, que les espèces dominantes. Un accroissement continu de la production réajustera ensuite la mérocénose à sa structure initiale. Ce phénomène est quantifiable par l'étude de l'indice de diversité du cône. Nous reprendrons pour cela l'indice de MARGALEF (1968), déjà utilisé sur les cônes par MATTSON (1972) :

$$\text{Indice} : - \left[\frac{1}{N} \sum_{i=1}^n n_i/N \ln (n_i/N) \right]$$

N = nombre total de cônes détruits

n_i = nombre de cônes détruits par l'espèce i

Pour les productions 1972 et 1973 à la Solle, caractérisées par une régression très forte du nombre de cônes (diminution de la production de 75 %), l'indice de diversité augmente de 0,86 à 0,95, tandis que l'attaque devient le fait de cinq espèces d'insectes et non plus de quatre.

D'autres facteurs entrent cependant en jeu, essentiellement au moment de la régression de la production, comme la phénologie de l'attaque. En effet, dans le cas d'une production réduite, les espèces qui attaquent le cône en dernier trouveront généralement celui-ci occupé par les espèces qui attaquent les premières, et verront ainsi leur taux d'infestation plus réduit que celui des autres espèces.

Néanmoins, en dehors des possibilités de diapause (BAKKE, 1963), une régulation peut s'effectuer au niveau du cône : LYONS (1957) signale qu'il est rare d'observer plus d'une espèce par cône lors d'une forte production, mais qu'il est aussi rare d'observer une seule espèce (ou un seul individu) par cône lors d'une production réduite : la baisse de la production se compense par une augmentation du nombre d'insectes par cône, et l'influence de la période d'attaque sera d'autant plus sensible qu'il existera des incompatibilités entre les différentes espèces, qui empêchent les dernières espèces de se rabattre sur les cônes déjà attaqués.

Le tableau V permet de mettre en évidence ces différents facteurs en comparant l'occupation des

cônes de deux parcelles pour deux productions différentes. On constate aussi que le nombre moyen d'insectes par cône augmente de manière sensible à la Solle entre 1972 et 1973, en liaison avec une diminution de 75 % de la production.

Cette augmentation se traduit par une augmentation à la fois du nombre d'individus par espèce et par cône et du nombre d'espèces par cône : les cônes occupés par deux chenilles ou plus de *Barbara* voient presque leur pourcentage doubler alors que le pourcentage des cônes attaqués par une seule chenille diminue notablement, et l'on observe le cas de cônes attaqués par *Pissodes* et *Barbara* à la fois. *Pissodes* en effet, n'attaque comme nous l'avons vu, qu'en troisième position dans le temps (*Rhyacionia*, *Barbara*, *Pissodes*, *Enarmonia*) mais peut se rabattre sur les cônes attaqués préalablement par *Barbara* si la production diminue (dans les parcelles où *Barbara* domine). Par ailleurs, il semble qu'il n'y ait pas de cohabitation pour *Rhyacionia*, ainsi que pour *Enarmonia*, avec d'autres espèces de ravageurs dans un même cône. C'est ce qui peut expliquer en partie la baisse du pourcentage d'attaque de *Pissodes* au Polygone entre les générations de cônes 1972 et 1973. Les chenilles de *Rhyacionia*, en augmentation, attaquent le cône avant *Pissodes*, et l'incompatibilité *Pissodes*-*Rhyacionia* (il n'existe plus de nourriture dans le cône attaqué par la Tordeuse) empêche *Pissodes* de coloniser les cônes attaqués par *Rhyacionia*. De la même manière, le pourcentage d'attaque par *Enarmonia* à la Solle a dû vraisemblablement diminuer entre 1973 et 1974 (taux non relevé en 1973) du fait de l'exclusivité d'*Enarmonia* (au maximum 1 % de cônes attaqués par *Enarmonia* et par *Barbara*, aucun autre couple n'ayant été observé), et de son attaque décalée par rapport aux autres espèces (juin).

Il faut cependant remarquer que ces possibilités de régulation des fluctuations des populations de ravageurs par l'augmentation du nombre d'occupants du cône sont limités par une compétition spatiale : le nombre maximum d'individus observés dans un même cône est de sept pour les larves âgées de *Pissodes*, de cinq pour les larves de *Barbara*, de six

TABLEAU V

Compétitions inter et intra-spécifiques dans deux parcelles à ravageur dominant différent en 1973 et 1974.

Parcelle de la Solle (1973) (<i>Barbara</i> dominante)					Parcelle du Polygone (1973) (<i>Pissodes</i> dominant)				
Ravageur	<i>Barbara</i>	<i>Pissodes</i>	<i>Rhyacionia</i>	<i>Enarmonia</i>	Ravageur	<i>Barbara</i>	<i>Dioryctria</i> primaire	<i>Enarmonia</i>	<i>Rhyacionia</i>
Ravageur					Ravageur				
<i>Barbara</i> (1 chenille)	81,9	—	—	1,00	<i>Pissodes</i> (1 larve)	66,77	(2,44)	—	—
<i>Barbara</i> (2 chenilles)	10,7	—	—	—	<i>Pissodes</i> (2 larves)	20,97	—	—	—
<i>Barbara</i> (3 chen. et +)	3,6	—	—	—	<i>Pissodes</i> (3 larves)	6,99	—	—	—
<i>Pissodes</i>	—	3,8	—	—	<i>Pissodes</i> (4 larves et +)	1,39	—	—	—
<i>Rhyacionia</i>	—	—	—	—	<i>Dioryctria</i>	(2,44)	3,84	—	—
<i>Enarmonia</i>	1,00	—	—	—	<i>Enarmonia</i>	—	—	—	—
					<i>Rhyacionia</i>	—	—	—	—
Parcelle de la Solle (1974)					Parcelle du Polygone (1974)				
Ravageur	<i>Barbara</i>	<i>Pissodes</i>	<i>Rhyacionia</i>	<i>Enarmonia</i>	Ravageur	<i>Pissodes</i>	<i>Dioryctria</i> primaire	<i>Enarmonia</i>	<i>Rhyacionia</i>
Ravageur					Ravageur				
<i>Barbara</i> (1 chenille)	56,69	2,04	—	—	<i>Pissodes</i> (1 larve)	60,33	(7,89)	—	—
<i>Barbara</i> (2 chenilles)	18,44	—	—	—	<i>Pissodes</i> (2 larves)	14,47	—	—	—
<i>Barbara</i> (3 chen. et +)	5,14	—	—	—	<i>Pissodes</i> (3 larves)	5,25	(1,31)	—	—
<i>Pissodes</i>	2,04	2,38	—	—	<i>Pissodes</i> (4 larves et +)	3,94	—	—	—
<i>Rhyacionia</i>	—	—	—	—	<i>Dioryctria</i>	(9,20)	9,20	—	—
<i>Enarmonia</i>	—	—	—	11,90	<i>Enarmonia</i>	—	—	1,31	—
					<i>Rhyacionia</i>	—	—	—	5,40

pour *Enarmonia*, et de un pour *Rhyacionia*. De plus une augmentation du nombre d'individus doit vraisemblablement augmenter le cannibalisme ou la prédation des larves d'une espèce par l'autre (le comportement du cannibalisme a été observé chez les larves de *Pissodes* mises deux à deux en boîtes d'élevage sur milieu semi-synthétique).

4. — INFLUENCE DE L'ÂGE DU PEUPEMENT SUR LA COMPOSITION DU COMPLEXE ENTOMOLOGIQUE

Le tableau VI tend à suggérer l'existence d'une évolution du peuplement des ravageurs primaires, en fonction de l'âge de la parcelle et donc de ses caractéristiques (densité, production, etc.). Cependant ces

TABLEAU VI

Variations des peuplements d'insectes dans les parcelles étudiées (pourcentages par rapport au total de cônes attaqués)

Parcelle	Mare aux Couleureux		La Hase		Polygone		Descamps		La Solle		Henri IV	
Age	15 ans		15 ans		25 ans		25 ans		40 ans		50 ans	
<i>Rhyacionia</i>	non étudiée	14	-	non étudiée	-	5,4	-	non étudiée	-	1,4	-	non étudiée
<i>Barbara</i>		1	-		-	-	-		80,1	90,9	92	
<i>Enarmonia</i>		5	-		-	-	82		3	11	-	
<i>Pissodes</i>		79	93		94	90,6	12		5,6	1,4	8	
<i>Dioryctria</i> (Σ seule + autres rav.)		11	4		8	8	6		30,1	22	80	
Génération des cônes	1972	1973	1972	1973	1972	1973	1972	1973	1972	1973	1972	1973

données sont trop limitées pour être immédiatement généralisées. Notons néanmoins que les insectes dominants sont toujours des Sténoconobiontes, l'espèce dominante variant par tranche d'âge.

5. — EVOLUTION DU COMPLEXE ANIMAL APRÈS LA PÉNÉTRATION DES RAVAGEURS PRIMAIRES

5.1. Modification des caractères du cône.

La pénétration des ravageurs primaires, provoque des modifications dans le déroulement de la croissance du cône attaqué; ces modifications s'expriment de façon différente pour chaque espèce, en relation avec la phase de développement du cône au moment de l'installation de l'insecte. Ainsi l'attaque de *Rhyacionia* et de *Barbara* qui se produit au début ou au milieu de la croissance entraîne l'arrêt prématuré de la croissance du cône, une accélération du processus de lignification et de déshydratation et finalement la chute précoce du cône. A l'inverse, l'attaque d'*Enarmonia*, qui se produit en fin de croissance n'a quasiment aucune influence sur celle-ci.

Cette modification des caractères physico-chimiques du cône se traduit par une variation des conditions du microenvironnement de l'insecte. Ainsi COULSON et FRANKLIN (1970) ont montré que le

microclimat interne des cônes de *Pinus echinata* Mill. attaqués par *Dioryctria amatella* varie parallèlement à la déshydratation provoquée par la pénétration et la nutrition de l'insecte. La température s'élève, l'hygrométrie diminue, le cône sécrète de la résine, etc. Ainsi, au fur et à mesure de sa progression, l'insecte accélérant le processus de lignification du cône, modèle un milieu qui lui est de plus en plus défavorable. La progression de l'insecte constitue ainsi son propre frein par la disparition des caractères qui avaient permis son installation.

Ces variations sont liées aux phénomènes suivants :

5.2. Modification du comportement de l'insecte, et augmentation du taux de mortalité larvaire.

Ainsi à la fin juin, lorsque les cônes commencent à brunir sous l'influence de la déshydratation, les chenilles de *Barbara* les quittent pour aller se nymphoser. Les chenilles de *Dioryctria*, qui colonisent à ce moment ces mêmes cônes, les quittent à leur tour lorsqu'ils sont devenus totalement bruns, pour coloniser de nouveaux cônes, moins déshydratés. Les larves de *Pissodes*, par contre, ne quittent pas le cône, et cette exposition à des conditions de vie défavorables se traduit par une élévation du taux de mortalité larvaire au cours de l'été : lorsque les cônes sont encore verts, la mortalité est de 1 % ;

le brunissement des cônes coïncide avec le passage des larves de *Pissodes* au dernier stade larvaire; à ce stade, la mortalité par dessiccation atteint 14 % des larves.

5.3. L'existence de phénomènes de succession d'espèces.

L'arrivée de nouvelles espèces, incapables de coloniser le cône lorsque celui-ci est sain, coïncide en général avec le départ de certains des ravageurs primaires.

Deux catégories d'espèces (en excluant parasites et prédateurs) occupent alors le cône : les ravageurs secondaires, et les insectes qui cherchent un abri (généralement pour hiverner).

Ravageurs secondaires :

Il s'agit de Lépidoptères et de Diptères qui apparaissent à partir de début juillet de la deuxième année, sur les cônes préalablement attaqués par *Barbara* et *Pissodes*. L'arrivée des Lépidoptères (première génération de *D. mutata*) coïncident exac-

tement avec le départ de *Barbara*, tandis que les *Pissodes* sont encore dans le cône. Les chenilles de *D. mutata* s'installent et consomment cônes et graines dans les zones limitrophes de celles détruites par les ravageurs primaires. Notons néanmoins que *D. mutata* peut devenir sous certaines conditions, une espèce primaire en deuxième génération (CHARLES et ROQUES, sous presse).

L'installation des Diptères nécessite par contre un état de décomposition avancé du cône, les larves se développant sur un milieu saproxylique ou sur les excréments des occupants précédents, (ROQUES, 1976, 1).

Il ne semble pas exister d'association exclusive entre un des ravageurs primaires et les occupants secondaires. Cependant, les ravageurs secondaires n'occupent un cône que s'il contient un minimum de nourriture. C'est le cas de la plupart des cônes attaqués par *Barbara* ou *Pissodes*, mais non des cônes attaqués par *Rhyacionia buoliana* ou par *R. pinicolana*, qui sont totalement évités par la chenille; les espèces secondaires ne colonisent donc jamais les

TABLEAU VII

Différents types de successions observées en fonction du premier occupant du cône

Mois	Types de successions				
	Type 1	Type 2	Type 3	Type 4	Type 5
Juin (n + 1)	<i>Pissodes</i>	<i>Barbara</i> (<i>Pissodes</i>)	<i>Rhyacionia</i>	<i>Enarmonia</i>	—
Août	<i>Pissodes</i> ou <i>Pissodes</i> <i>Dioryctria</i>	<i>Dioryctria</i> (<i>Pissodes</i>)	—	<i>Enarmonia</i>	<i>Dioryctria</i>
Octobre	(<i>Pissodes</i>) <i>Dioryctria</i> <i>Camptomyia</i> <i>Haplostomates</i>	(<i>Dioryctria</i>) <i>Camptomyia</i> <i>Haplostomates</i>	—	<i>Enarmonia</i>	<i>Dioryctria</i>
Hiver	<i>Camptomyia</i> <i>Haplostomates</i> <i>Leptothorax</i> ou <i>Rhizobius</i>	<i>Camptomyia</i> <i>Haplostomates</i> <i>Leptothorax</i> ou <i>Rhizobius</i>	<i>Leptothorax</i> ou <i>Rhizobius</i>	<i>Enarmonia</i>	<i>Camptomyia</i> <i>Haplostomates</i> <i>Leptothorax</i> ou <i>Rhizobius</i>
Printemps (n + 2)	<i>Camptomyia</i> <i>Leptothorax</i>	<i>Camptomyia</i> <i>Leptothorax</i>	<i>Leptothorax</i>	<i>Enarmonia</i>	<i>Camptomyia</i> <i>Leptothorax</i>

cônes attaqués par *Rhyacionia*. De plus l'intervention des ravageurs secondaires, essentiellement *D. mutarella*, accroît les conditions défavorables du milieu, créées par les ravageurs primaires. *D. mutarella* va alors, contrairement aux autres espèces, migrer de cône en cône au fur et à mesure de son développement, quittant les cônes qui possèdent à la suite de (ou avant) son intervention des conditions trop défavorables (température, nourriture); elle hivernera d'ailleurs dans le sol.

Hivernants :

Les secondes espèces, Coléoptères et Hyménoptères, apparaissent à partir de l'Automne dans les galeries creusées par les insectes ravageurs et abandonnées ensuite (sortie de *Barbara* avant la nymphose en juin, émergence de la première génération de *Pissodes* à partir de septembre). L'occupation par une espèce d'hivernant est incompatible avec l'installation d'une autre espèce d'hivernant.

Enarmonia conicolaria constitue cependant une exception. Aucune succession ne semble induite par son attaque qui est généralement exclusive.

Il existe donc des différences dans l'évolution des peuplements en relation avec la nature du ravageur primaire; le tableau VII les récapitule.

6. — RELATIONS ENTRE LES CÔNES, LEUR COMPLEXE ANIMAL ET L'ENSEMBLE DE LA PINÈDE

6.1. Influences réciproques entre le cône et les autres organes du pin.

La croissance du pin, et de ses différents organes, est étroitement liée au taux de photosynthèse observé au niveau des composants foliaires (KOZLOWSKI et KELLER, 1966). Cônes et cônelets tirent ainsi (DICKMAN et KOZLOWSKI, 1968) la majeure partie des produits de photosynthèse (et de l'énergie) nécessaires à leur développement, des aiguilles d'un an, (et le reste des aiguilles de deux et trois ans).

Une étude comparative du développement des différents organes du pin sylvestre, tels que bour-

geons, fleurs mâles et femelles, cônes, à Fontainebleau, a démontré en particulier l'existence d'une coïncidence phénologique très poussée entre l'apparition des fleurs et celle des bourgeons. Or ces deux éléments tirent l'énergie nécessaire à leur initiation des mêmes sources. La production de fleurs femelles, et donc de cônes, est ainsi un facteur de réduction de la production des autres organes du pin tels que bourgeons, et pousses. MATTHEWS (1963), KOZLOWSKI (1971) et MATTSON (1972) soulignent les mêmes conclusions pour divers *Pinus* nord-américains. En même temps, cette production de cônes, comme nous l'avons mentionné précédemment, agit comme régulateur de la production ultérieure de cônes, par l'intermédiaire d'un processus de feedback négatif. Il existe donc une action du cône, en tant qu'unité végétale, qui est directe et négative sur les autres organes du pin sylvestre, et en particulier sur les pousses et les bourgeons.

6.2. Influence des conobiontes sur la biocénose de la pinède.

Les espèces de ravageurs, associées au cône, ont un impact différent sur la biocénose suivant la catégorie à laquelle elles appartiennent : Sténo ou Hétéroconobiontes.

Les Sténoconobiontes, dont tout le développement se déroule dans le cône, n'ont pas d'influence par eux-mêmes sur les autres organes du pin sylvestre, tandis que la majorité des Hétéroconobiontes sont susceptibles de se développer sur ces autres organes, et ainsi d'intervenir *directement* dans les complexes entomologiques qui leur sont liés.

Ces mêmes espèces de ravageurs peuvent par contre, qu'elles soient Sténo ou Hétéroconobiontes, développer des relations *indirectes* avec les autres complexes, par l'intermédiaire des espèces entomophages parasites et prédateurs, qui leur sont liées au niveau des cônes et qui existent par ailleurs dans les autres complexes. Naturellement seuls les parasites polyphages peuvent jouer un tel rôle.

Impact direct (ravageurs Hétéroconobiontes).

La présence simultanée de différents organes susceptibles d'être colonisés par les ravageurs, tels que

pousses, cônes, bourgeons, offre des possibilités variées de développement aux Hétéroconobiontes. *R. buoliana* Schiff. et *R. pinicolana* Dbld., ravageurs primaires, peuvent ainsi se développer en avril-mai dans les pousses et dans les jeunes cônes. *Dioryctria mutata* FUCHS, espèce secondaire, peut s'installer dans les pousses ou les cônes; *Pityophthorus pubescens*, et *Ernobius pini*, dans les branchettes ou les cônes; *Camptomyia pini colana* Mam. dans les cônes ou à la base des troncs. Le cycle biologique de chaque espèce reste le même dans les différents organes où elle se développe.

Cependant l'abondance relative de ces espèces dans chacun des organes est très différente. *R. buoliana* par exemple est en général très abondante dans les pousses et rare dans les cônes, tandis que l'on observe chez *D. mutata* les proportions inverses. Dans le cas de *R. buoliana*, son absence dans les cônes paraît liée au rapport entre le nombre de pousses et le nombre de Tordeuses (ROQUES, 1975).

Le cône correspond ainsi à un réservoir de population pour les ravageurs des autres organes du pin sylvestre (qui attaquent ainsi les cônes) lorsque les possibilités d'attaque de ces organes diminuent.

Toute fluctuation de l'abondance relative de certains organes au niveau du pin se répercutera donc sur l'abondance relative des espèces hétéroconobiontes dans le cône. Cette tendance est manifeste lorsque l'on étudie les variations de la composition du complexe lié aux cônes en fonction de l'âge de la parcelle considérée (ROQUES, 1975).

Inversement, une variation de la production de cônes induit à la fois une modification de la composition du complexe lié aux cônes, et une variation de la composition de population observée au niveau des autres organes.

Le cône a donc globalement un effet négatif sur les autres organes en constituant un réservoir nutritionnel pour certaines espèces de ravageurs. Inversement, notons avec MATTSON (1972) qu'une destruction massive des cônes (ou cônelets, ou fleurs femelles) par les ravageurs entraîne une limitation de l'énergie utilisée par ces mêmes organes, et favorise ainsi la croissance des pousses etc.

Le cône joue également un rôle de réservoir de population pour les espèces qui l'utilisent comme abri (*Leptothorax*, *Rhizobius*) et qui sont susceptibles généralement de se développer dans d'autres milieux liés au pin sylvestre (pousses attaquées pour *Rhizobius* par exemple).

Impact in direct.

Il est introduit par le biais des insectes entomophages, parasites et prédateurs des ravageurs du cône. En effet, tous ces parasites sont polyphages. De plus, il apparaît (Figure 6) que la plupart de ces parasites attaquent par ailleurs des ravageurs d'autres organes du pin sylvestre. Ainsi sur quatorze entomophages dont l'hôte-conobionte a été précisément déterminé, seules trois espèces (*Rhopalicus guttatus* Ratz., *Asco-gaster armatus* Wes., *Eurytoma waachtli* Mayr.) ne semblent pas présenter d'après nos observations actuelles, de lien avec d'autres ravageurs de pin sylvestre (pour *E. waachtli* Mayr, voir ROQUES, 1976, 2). Parmi les onze autres, six espèces (deux parasites de *Pissodes*, deux de *Barbara*, deux de *Dioryctria*) attaquent les tordeuses des pousses, *Rhyacionia buoliana* Schiff. et *R. pinicolana* Dbld., tandis que cinq espèces (deux parasites de *Pissodes*, un de *Barbara*, deux de *Dioryctria*), attaquent la Tordeuse des «Galles» de la résine, *Petrova resinella* L. Quatre de ces espèces sont d'ailleurs communes aux tordeuses des pousses et des «galles» (*Scambus sudeticus* Glow., *Actia nudibasis* Stein., *Perilampus tristis* Mayr., *Exeristes ruficollis* Grav. (CHARLES, DELOBEL et RAIMBAULT, 1970).

Il semble donc qu'il existe des liens particuliers entre complexe parasitaire des cônes et complexes parasitaires des «galles» et des pousses, d'autant plus que les parasites qui attaquent les ravageurs des pousses et des «galles» ne sont pas issus d'une seule espèce de ravageur conobionte, mais de toutes les espèces principales (ce qui exclut un lien morphologique).

On note également que trois espèces attaquent les tordeuses des bourgeons *Blasthestia posticana* Z. et *B. turionella* L., et que trois autres espèces attaquent *Pissodes notatus* F., ravageur des troncs; ce-

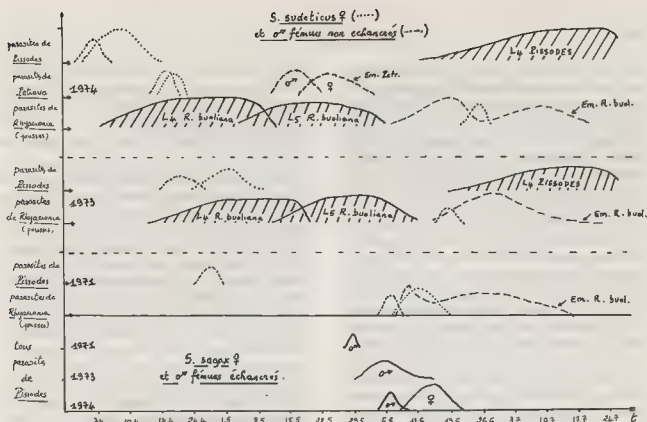


Fig. 5. — Périodes d'émergence respective des imagos de *Scambus* issus de *Pissodes*, *Petrova*, et *Rhysanota* en 1971, 1973 et 1974. Coïncidence phénologique avec le développement de l'hôte.

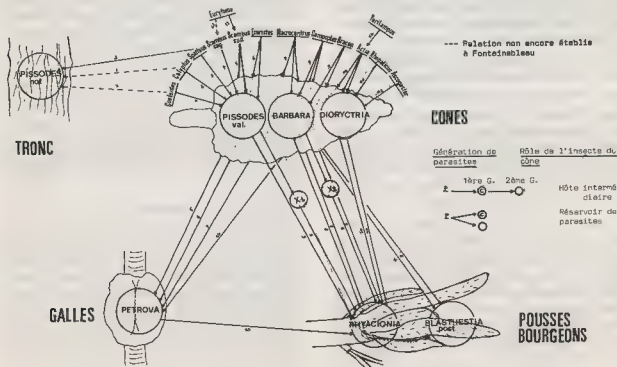


Fig. 6. — Interactions bioécologiques au niveau du complexe parasitaire entre le cône et les divers organes du Pin sylvestre.

pendant dans ce cas les trois parasites proviennent tous de *Pissodes validirostris* Gyll. uniquement.

Les parasites polyphages vont ainsi permettre de définir deux types de relations entre les ravageurs des cônes et ceux des autres organes du pin, au travers des coïncidences existant entre émergence des parasites, stade « sensible » des conobiontes et stade « sensible » des autres ravageurs.

Deux cas peuvent en effet, se produire :

— Exemple de *Scambus sudeticus* Glow. (Figure 5) : Les imagos de *Scambus* issus de *Pissodes* ou de *Petrova* émergent au printemps alors qu'il n'existe aucune larve de *Pissodes* ni chenille de *Petrova* dans la pinède. Par contre, à ce moment, les chenilles de *R. buoliana* Schiff. se trouvent au quatrième stade, et peuvent être attaquées par *S. sudeticus* Glow. La génération d'imagos induite par ce développement sur la Tordeuse des pousses émerge en juillet, au moment où la Tordeuse de pousses se trouve à l'état d'œuf ou de larve de premier stade. Le développement ne peut donc pas continuer sur cette espèce. Par contre, en juillet les larves de *Pissodes* comme les chenilles de *Petrova* se trouvent dans leur stade sensible; la ponte de *S. sudeticus* Glow s'effectue alors sur ces espèces.

Le ravageur du cône se comporte ainsi pour le parasite en hôte intermédiaire nécessaire par rapport au ravageur extérieur au complexe lié au cône.

Toute fluctuation de population de ravageurs du cône se traduira directement sur le taux de parasitisme de l'autre ravageur. Ainsi toute régression de population de ravageurs du cône joue un rôle de facteur limitant du parasitisme (par l'espèce considérée) sur le deuxième ravageur.

— Exemple d'*Actia nudihasis* Stein : les imagos issus à la mi-juillet des chenilles âgées de *Rhyacionia buoliana* Schiff. ont la possibilité, à cette date, de pondre à la fois dans les chenilles jeunes de *Rh. buoliana*, dans celles de *Dioryctria mutata* Fuchs, et dans celles de *Petrova resinella* L. (CHARLES, DELOBEL et RAIMBAULT, 1970). Une partie variable des individus parasite chacune de ces espèces. Dans

ce cas, les ravageurs des cônes de pin sylvestre constituent un réservoir de parasites pour le ravageur extérieur au complexe lié au cône. En cas de régression importante des populations de ce dernier, les parasites pourront se rabattre massivement sur le ravageur du cône.

Naturellement, les cas ne sont pas toujours aussi tranchés. Ainsi certaines espèces (*Exeristes*, *Bracon*) peuvent présenter un deuxième hôte intermédiaire nécessaire (X1 et X2) entre le ravageur du cône et l'autre ravageur étudié. Il peut exister enfin des espèces (*Exeristes*) qui suivent à la fois les deux règles, une partie de la population pouvant effectuer tout son développement sur le ravageur extérieur en deux générations successives, l'autre partie de la population passant par un hôte intermédiaire, ravageur du cône.

La Figure 6 récapitule toutes les relations observées entre les ravageurs des cônes, ceux des pousses et des bourgeons, et la tordeuse des « galles », du point de vue du complexe parasitaire.

Ainsi, parmi les parasites communs aux ravageurs des pousses et des cônes, une espèce se comporte suivant le premier cas, deux espèces suivant le deuxième, et quatre espèces suivant les deux. Par contre, les parasites communs à *Petrova* et aux ravageurs du cône suivent toutes le premier cas.

Les relations entre cône et galles de résine, et cône et pousses paraissent donc différentes : les insectes des cônes se comportent en réservoir de parasites vis-à-vis de *Petrova*, tandis qu'ils se comportent vis-à-vis des ravageurs des pousses à la fois en hôtes intermédiaires et en réservoir de parasites.

Il convient de souligner que cette action des parasites est une action la plupart du temps potentielle, dont nous connaissons mal les données quantitatives. Mais, il est d'ores et déjà évident que la régulation des populations de ravageurs du cône par les parasites entomophages est extrinsèque et liée en majeure partie aux populations de ravageurs des pousses, des rameaux et des autres organes du pin (tronc, par exemple, ici non étudié).

CONCLUSIONS

Le complexe d'espèces qui s'est constitué autour des cônes de pin sylvestre entretient des relations d'un type particulier avec l'ensemble de la pinède. Sa formation et sa composition qualitatives sont directement liées au développement propre du cône (période d'attaque des différentes espèces d'insectes); mais le complexe dépend étroitement sur le plan de sa composition quantitative, des fluctuations affectant les autres organes du pin sylvestre, en particulier les pousses. En effet, le cône se développe en opposition au développement de ces mêmes organes sur le plan de la croissance végétative, et en même temps se constitue en réservoir nutritionnel vis-à-vis des diverses espèces de ravageurs qui se développent sur les pousses, les rameaux (« galles » de résine), les bourgeons. Les ravageurs du cône jouent de même le rôle de réservoir de parasites, ou d'hôtes intermédiaires de parasites, vis-à-vis de ravageurs des pousses et des galles. La régulation des populations d'insectes liés aux cônes s'effectue donc sous contrôle global de la pinède, bien que nous ne puissions encore quantifier la part afférente à chacun de ces éléments. Le complexe lié aux cônes peut donc être défini comme une mérocénose (*) (TISCHLER, 1955; BALOGH, 1958). STADNITSKYI (1972) considère pour sa part le complexe lié aux cônes d'*Epicea* en URSS non comme une mérocénose, mais comme une subbiocénose. Il se fonde en particulier sur le fait que le terme mérocénose serait réservé aux complexes liés à des formations mortes,

telles que bois mort, nid, terrier, etc., ou à des formations mécaniques (galles) et non à des formations vivantes telles que les cônes ou les inflorescences. La subbiocénose correspondrait aux organismes vivants associés à un subbiotope, habitat particulier, vivant, qui est périodiquement constitué, avec un degré variable de régularité, et qui persiste pendant un certain temps à l'intérieur du biotope. Chaque subbiotope serait totalement indépendant de tout autre, et caractérisé par les facteurs bioécologiques qui lui sont inhérents (processus métaboliques, régime hygrothermique) et par le complexe vivant qui lui est exclusivement associé.

Cette définition nous semble restrictive. En effet, s'il est évident qu'il existe une différence entre des micro-formations mécaniques ou mortes et des micro-formations vivantes (entre autres du point de vue de la régularité d'apparition), il apparaît non moins clairement que la régulation de ces micro-formations vivantes comme celles des micro-formations mortes n'est pas extrinsèque, mais liée aux autres micro-formations de la biocénose. Comme nous venons de l'exposer, rameaux, pousses, et cônes sont étroitement liés dans leur développement et dans la formation de leurs complexes animaux respectifs, beaucoup plus que ne le suppose STADNITSKYI. Il serait intéressant d'ailleurs de réaliser, sur *Epicea*, le même type de travail que celui qui vient d'être réalisé sur Pin Sylvestre.

C'est pourquoi du point de vue des rapports dégagés entre complexe des cônes et biocénose de la pinède, nous pensons qu'il faut conserver le terme de *Mérocénose* pour désigner un tel complexe.

BIBLIOGRAPHIE

(*) BALOGH (1958) précise ainsi la notion de mérocénose : « On a défini les unités élémentaires des milieux pour la formation de ces groupements de vies, selon TISCHLER (1949-1955) comme des portions de la couverture végétale ayant la même valeur ou de l'entourage abiotique, qui se présentent en commun de façon obligatoire mais pas forcément inconditionnelle. On les appelle « parties structurales » et les groupes d'espèces caractéristiques qui leur sont liés « mérocénoses ». Ainsi par exemple, les feuilles, rameaux, fleurs et fruits sont des parties structurales et leurs groupes d'espèces forment des mérocénoses. Il y a liaison étroite des parties structurales et de leurs mérocénoses dans la couronne des arbres. Les mérocénoses sont des combinaisons d'espèces se répétant et incapables de régulation, comme les stratocénoses et les petites associations ».

- AREND (H.), 1967. — Über der tierischen Abbau von Fichtenzapfen. *Z. angew. Entomol.*, **59**, (1), 74-109.
 BAKKE (A.), 1963. — Studies on the spruce cone-insects *Laspeyresia strobilella* (Lepidoptera: Tortricidae), *Kaltenbachiola strobii* WENN. (Diptera: Itonidae) and their parasites (Hymenoptera) in Norway. *Rep. Norw. For. Res. Inst.*, **67** (19), 1-151.
 BALOGH (J.), 1968. — *Lebensgemeinschaften der Ländtiere*. Akad. Verlag. 2^e édition. 560 pp.

- de BARR (G.L.), 1967. — Two new sucking insect pests of seed in Southern pine seed orchard. *USDA For. Serv., S.E., Exp. Stn. Res. Note*, **78**, 3 p.
- CHARLES (P.J.), DELOBEL (A.) & RAIMBAULT (J.P.), 1970. — Microlepidopteros que atacan al pino silvestre en el bosque de Fontainebleau y primeros datos sobre los complejos parasitarios de *Petrova resinella* (L.) y de *Rhyacionia buoliana* (Schiff.). *Bol. Serv. Plagas For.*, **13** (26), 187-196.
- CHARLES (P.J.) & ROQUES (A.), (sous-presses). — Observations sur la biologie de *Dioryctria mutarella* Fuchs. (Lepidoptera, Phycitidae) ravageur des pousses et des cônes de pin sylvestre en Forêt de Fontainebleau. *Ann. Zool. Ecol. Anim.*
- COULSON (R.N.) & FRANKLIN (R.T.), 1970. — Micro-environmental measurements for the *Dioryctria amatella* — *zimmermanni* complex in shortleaf pine 1. Insect introduction, temperature, humidity and vapor pressure deficit. *J. Econ. Entomol.*, **63** (2), 558-564.
- DICKMANN (D.I.), KOZLOWSKI (T.T.), 1968. — Mobilization by *Pinus resinosa* cones and shoots of C-14 photosynthate from needles of different ages. *Am. J. Bot.*, **78**, 839-848.
- DICKMAN (D.I.), 1969. — Seasonal variations of reserve and structural components of *Pinus resinosa* cones. *Am. J. Bot.*, **56**, 515-550.
- ESCHERICH, 1935. — Die Forstinsekten Mitteleuropas. Band III. Verlag Paul Parey, Berlin, 825 p.
- FUNKE (W.), 1971. — Food and energy turnover of leaf-eating insects and their influence on primary production. In ELLENBERG, *Integrated experimental ecology. Methods and results of ecosystem research in the German Solling project*, 82-86, Springer Verlag, Berlin.
- GYORFI (I.), 1956. — Nadelholzzapfen und Nadelholzsamenschädlinge und ihre Parasiten. *Acta. Agron. Acad. Sci. Hung.*, **6** (3-4), 321-373.
- HOLSTE (H.), 1922. — Fichtenzapfen und Fichtenzapfenbewohner Oberbayerns. *Z. angew. Entomol.*, **8**, 125-160.
- KOZLOWSKI (T.T.), 1971. — Growth and development of trees. Academic Press, New York, 443 p.
- KOZLOWSKI (T.T.) & KELLER (T.), 1966. — Food relations of woody plants. *Bot. Rev.*, **32**, 293-382.
- KUCERA (D.R.), 1972. — Cone and seed insect losses in loblolly pines. *Thesis Univ. Michigan*, 81 p.
- LABERCHE (J.C.), 1970. — Description et déterminisme de l'implantation naturelle du pin sylvestre sur une pelouse sèche en Forêt de Fontainebleau. Thèse Univ. Paris IX (Orsay), 86 p.
- LYONS (L.A.), 1957. — Insects affecting seed production in red pine. IV. Recognition and extent of damage to cones. *Can. Entomol.*, **89**, 264-271.
- MARGALEF (R.), 1968. — Information theory in Ecology. *General systems*, **3**, 36-71.
- MATTHEWS (J.D.), 1963. — Factors affecting the production of seed by forest trees. *For. Abstr.*
- MATTSON (W.Y.), 1971. — Relationship between cone crop size and damage by insects in red pine seed-production areas. *Can. Entomol.*, **103** (4), 617-621.
- MATTSON (W.Y.), 1972. — The role of insects in the dynamics of cone production of red pine, *Pinus resinosa*. Thesis Univ. Minnesota, 158 p.
- POITOUT (S.) & BUES (R.), 1970. — Elevage de plusieurs espèces de Lépidoptères *Noctuidae* sur milieu riche et sur milieu artificiel simplifié. *Ann. Zool. Ecol. Anim.*, **7**, 79-91.
- ROQUES (A.), 1975. — Etude de la mérocénose des cônes de pins sylvestres en Forêt de Fontainebleau. Thèse 3^e cycle. Paris VI, 164 p.
- ROQUES (A.), 1976, 1. — Observations sur la biologie des Diptères présents dans les cônes de pins sylvestres à Fontainebleau. *Bull. Soc. Entomol. Fr.*, **81** (3-4), 65-74.
- ROQUES (A.), 1976, 2. — Observations sur la biologie et le comportement cleptoparasite d'*Eurytoma wachthi* Mayr. (Chalcidien *Eurytomidae*) parasite de *Pissodes validirostris* Gyll. (Coléoptère). *Entomophaga*, **21** (3), 289-295.
- ROQUES (A.), sous presse. — Observations sur la biologie et l'écologie de *Pissodes validirostris* Gyll. (Coléoptère, *Curculionidae*) en forêt de Fontainebleau. *Ann. Zool. Ecol. Anim.*
- STADNITSKYI (G.V.), 1969. — Die entomofauna der Fichtenzapfen (*Picea abies* (L.) Karst) das europäischen Teiles der USSR. *Anz. Schädlingskd.*, **42** (10), 145-150.
- TISCHLER (W.), 1955. — Synökologie der Landtiere. G. Fischer, 414 p.

CONSÉQUENCES ÉCOLOGIQUES DE L'EXTRACTION DES ALLUVIONS RÉCENTES DANS LE COURS MOYEN DU TARN

par Claude Bou

Laboratoire souterrain du C.N.R.S., Moulis,
Professeur au C.E.S. Balzac à Albi — La Fourestole, 81000 — Cambon d'Aïbi

L'étude de la biocoenose interstitielle aquatique a révélé la grande richesse de la méiofaune du sous-écoulement du Tarn (affluent de la Garonne provenant du Massif Central). L'importance de cette communauté dans l'écosystème de la rivière est incontestable. C'est particulièrement évident lors des dragages de granulats destinés aux travaux publics.

La destruction systématique de tous les graviers des méandres de la zone étudiée montre de nombreux dégâts. C'est en premier lieu la destruction d'un substrat

très riche où se régénère le benthos profond à la suite d'un mécanisme d'autoépuration de la rivière, mais aussi par les conséquences sur les modifications d'écoulement du courant épigé entraînant un processus d'autopollution accentué par le dragage se poursuivant dans le cours d'eau.

Les quelques solutions pouvant être rapidement appliquées devront tenir compte des exigences économiques et de protection du site.

SUMMARY

Ecological consequences of dredging in last alluvial products of river Tarn

A study of the interstitial aquatic community has revealed a great richness in meiofauna of the underflow of the river Tarn (a tributary of the Garonne from the Massif Central). The importance of this community in the ecosystem of a river is undoubted. It is particularly obvious as gravel dredging for public works proceeds.

This systematic output in all the meanders of the middle flow of the studied area shows numerous damages. First of all we can observe not only the

destruction of a rich substratum which regenerates the deep benthos by playing a part in the self filtering of the river, but also the consequences in the modified rate of flow particularly when at its lowest, with a process of self pollution getting worse with dredging going on upstream.

A few solutions being quickly applied, we could cope with both the economical requirements and the protection of the site.

Dix années de prospections destinées à l'étude écologique des milieux interstitiels fluviaux ont fait apparaître pour le Tarn le danger de l'exploitation industrielle des granulats en rivière. Ce premier tra-

vail qualitatif, qui devrait servir de mise en garde, mettra en évidence les dommages écologiques et esthétiques évalués au cours de cette phase préparatoire. Les conséquences sur la pollution globale de

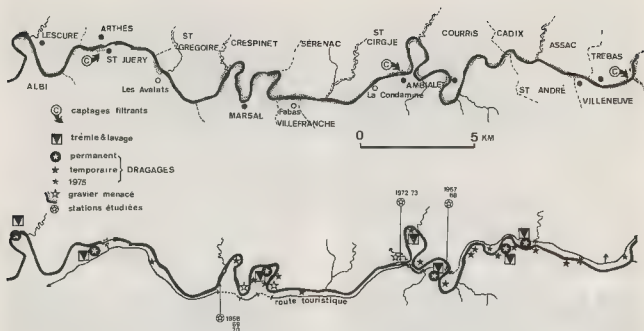


FIG. 1. — Carte des répartitions de plages à graviers et des installations de dragage dans le cours moyen du Tarn (zone du département du Tarn).

la rivière et sur les potentialités piscicoles ne sont pas encore appréhendées, mais les études menées sur d'autres cours d'eau français (Lot en particulier) et les réactions des Pouvoirs Publics dans les départements concernés laissent présager des phénomènes qui pourraient se développer dans le Tarn.

Dans la zone comprise entre Millau et Albi, ce sont les extractions de graviers dans le lit du Tarn qui constituent les plus graves menaces à long terme pour l'équilibre écologique et socio-économique d'une zone en cours d'aménagement rural et touristique. Les interactions multiples de cette activité sont évidentes, et il semble que des solutions de remplacement soient envisagées pour fournir en matériaux les besoins des entreprises de travaux publics.

Après une présentation du secteur de cours d'eau étudié et une définition du milieu interstitiel et de sa biocénose, nous envisagerons les conséquences de la destruction des plages à graviers.

I. — LE TARN EN AMONT D'ALBI ET LE RÔLE BIOLOGIQUE DES ALLUVIONS GROSSIÈRES

1. PRÉSENTATION GÉOMORPHOLOGIQUE DU COURS D'EAU.

La rivière Tarn entre dans le département du Tarn sur la commune de Trébas. Entre le confluent du Rance et le Saut de Sabo (Cne. de St. Juéry) la rivière se situe dans le dernier tronçon de son cours moyen, cette zone du profil débutant en Lozère, au confluent avec le Tarnon, et se terminant au Saut de Sabo avec une pente moyenne de 2 m/km. Dans le département du Tarn, le cours moyen est caractérisé par une pente moyenne de 1,15 m/km, mais surtout par les méandres surimposés dans l'ancienne pénélaine de l'Albigeois cristallin. Le

plus célèbre est le méandre pédonculé d'Ambialet qui illustre bon nombre de traités de géomorphologie.

La rivière circule dans des micaschistes (formations grés-schisteuses cambro-siluriennes épimétamorphisées). Le profil transversal de la vallée est un classique V à versants boisés (Châtaigniers et Chênes). Le Tarn reçoit une dizaine de petits affluents dont le débit est pratiquement nul en été.

L'alluvionnement de cette dernière zone du cours moyen du Tarn est homogène : la plus grande partie du lit est occupée par des galets, graviers et sables. Ce sont essentiellement des alluvions grossières qui forment les berges sur une épaisseur variable (jusqu'à 8 m). Ces alluvions peuvent être remaniées suivant le débit de la rivière et ce transport actif aboutit à la création d'îles et de plages qui occupent les rives convexes des méandres.

Les activités humaines modifiant le régime d'écoulement du Tarn sont de deux types :

- les barrages ou digues alimentant de petites usines hydroélectriques : les Avalats et Ambialet où la microcentrale recoupe une partie du débit dans le pédoncule du méandre;

- les exploitations de sables et graviers avec 18 points de dragages et 5 installations de classement et de lavage implantées sur tous les méandres : soit une déclaration officielle de 250 000 m³ de granulats extraits par an.

2. LE MILIEU INTERSTITIEL ET SA BIOCOENOSE.

Il n'existe pas encore de moyens permettant d'évaluer de façon précise les dommages subis par la rivière à la suite d'extractions massives des alluvions, mais les biologistes ont abordé le problème sous l'angle piscicole : les hydrobiologistes ont l'habitude de comparer les besoins alimentaires d'un Poisson (Truite par exemple) et la biomasse disponible au niveau du benthos. Or la voracité du Poisson est satisfaite bien que les possibilités alimentaires soient six fois inférieures aux besoins selon les évaluations. Ce déficit est connu sous le nom de « paradoxe d'Allen » (du nom du biologiste néo-zélandais qui

l'a mis en évidence). Il a reçu plusieurs explications, mais l'hypothèse qui rend compte de la sous-estimation de la capacité biogénique de la rivière est tout simplement l'enfoncement du benthos dans les alluvions récentes plus ou moins remaniées.

A) Les méthodes d'étude.

De nombreux travaux menés au Laboratoire souterrain du C.N.R.S. de Moulis depuis 1967 ont mis au point les techniques d'extraction de cette communauté interstitielle. Sa grande richesse avait été démontrée par de nombreux précurseurs (voir *bibliographie* in C. BOU, 1974). KARAMAN et CHAPPUIS utilisèrent simultanément une technique consistant à faire des trous dans les plages à galets et à filtrer l'eau. Plus récemment la précision et le rendement furent améliorés en utilisant des tubes de sonde dont la crépine peut atteindre 2 m de profondeur dans les alluvions. L'aspiration est réalisée avec une pompe et l'échantillon d'eau est filtré. Cette méthode s'est répandue ces dix dernières années avec de nombreuses variantes d'application (DELAMARE-DEBOUTTEVILLE pour le prisme littoral et BOU et ROUCH, VIGNA-TAGLIANTI, COTARELLI et ARGANO, HUMMANN pour les milieux continentaux).

Cette méthode présente de multiples avantages : possibilité de comparer les échantillons quantitative-

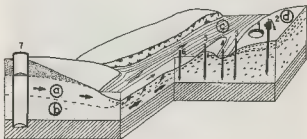


FIG. 2. — Accès et moyens d'étude des communautés interstitielles des nappes souterraines.

1°) En alluvions récentes :

1 : sondage KARAMAN-CHAPPUIS,

2 à 6 : sondages par pompes tubés Bou-Rouch.

2°) En nappes des terrasses alluviales :

7. puits construits (et puits Norton tubés 2). Filtrages et utilisation du filet phréatobiologique Cvetkov.

a) nappe en écoulement transversal,

b) nappe principale en écoulement longitudinal.

ment, de situer leur profondeur et d'accéder à la zone émergée, même en temps de crue. Une étude extensive se poursuivant actuellement couvre les affluents pyrénéens de la Garonne, le bassin du Tarn, de l'Hérault, du Gard, de l'Ardèche, de la Durance et de l'Ouvèze, révélant la grande richesse et originalité des formes animales interstitielles. Des études poursuivies pendant une année sur une même station permettent de suivre la biocoenose dans ses variations saisonnières (GOURBAULT- et LESCHER-MOUTOUE).

B) Intérêt biologique du milieu interstitiel.

a) Les caractères du milieu.

Les interstices des graviers sont rarement colmatés, les crues remanant une épaisseur pouvant atteindre 1 mètre. L'eau circule dans les vides interstitiels, formant un véritable flux souterrain parallèle au cours épigé, à des vitesses de l'ordre de 0,5 m/mn pour 0,8 m de profondeur. Des particules fines peuvent décanter dans ces interstices : argiles et matières végétales; ils offrent d'autre part refuge aux animaux du benthos qui ont tendance à s'enfoncer, mais aussi à des formes biologiques typiquement interstitielles.

Les variations de température y sont amorties : l'amplitude annuelle du cours épigé qui est de l'ordre de 25° est réduite à 15° à 80 cm de profondeur dans les alluvions. D'autre part l'oxygénation, facteur limitant, est convenablement assurée par les échanges avec le cours épigé. La teneur en oxygène et le débit sont toujours suffisants jusqu'à 1 mètre de profondeur, mais au-delà, la perméabilité très faible empêche la circulation et les fermentations bactériennes dominent dans un substrat organique riche.

Ce milieu et sa biocoenose sont l'équivalent pour la rivière d'un sol fertile des systèmes terrestres.

b) La biocoenose interstitielle continentale.

Sa composition laisse apparaître une faune ayant une double origine.

Une faune benthique profonde d'origine épigée qui provient de l'enfoncement des larves d'Insectes. C'est le cas des larves de Coléoptères Dryopides (*Stenelmis*, *Limnius* et *Esolus*), de Trichoptères, d'Ephéméroptères de Plécoptères (*Leuctra*) et de Diptères Cératopogonides. Ces deux derniers groupes sont parfaitement adaptés à la vie interstitielle, de par leur forme notamment, et leurs populations atteignent de grandes densités à un mètre de profondeur (*Leuctra* a été signalé dans des nappes à 10 m de profondeur au Canada).

A cette faune exogène s'ajoute une faune interstitielle hypogée mise en évidence depuis une trentaine d'années en Europe par CHAPPUIS et KARAMAN avec les nombreux auteurs qui leur ont succédé. Les organismes souterrains présentent de nombreux caractères d'adaptation à ce milieu. Les interstices sont des refuges où la concurrence semble moins se manifester que dans le cours épigé et sous les premiers galets.

De nombreuses espèces ont colonisé les nappes phréatiques des terrasses alluviales et les systèmes karstiques dans les régions calcaires. Elles constituent dans le milieu interstitiel fluvial des populations dynamiques, à tel point que de nombreux biologistes voient dans le sous-écoulement du réseau hydro-

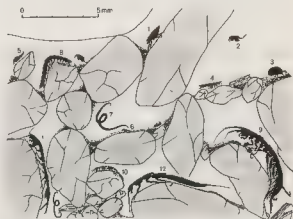


FIG. 3 — La biocoenose interstitielle d'un sous-écoulement.
1. Hydracarien; 2. Cyclopide; 3. Ostracode; 4. *Bathynella*;
5. *Elaphoidella*; 6. *Parastenocaris*; 7. Nématode; 8. *Ingolfiella*;
9. *Niphargus*; 10. *Microcharon*; 11. *Stenaelmus*; 12. larve de *Leuctra*.

graphique « la voie de pénétration des candidats à la vie dans les eaux souterraines profondes ».

Parmi les genres hypogés représentés dans les sous-écoulements du Midi de la France citons :

- les Vers Turbellariés avec *Phagocata*, *Plagnolia* et *Dendrocoelides*;
- les Mollusques avec *Moitessieria*, *Valvata*, *Paladilhia*;
- les Hydracariens avec de nombreux genres dont *Stygothrombidium*;
- et surtout les Crustacés, Copépodes Cyclopidés : *Speocyclops* et *Graeteriella*, Copépodes Harpacticidés : *Elaphoidella*, *Parastenocaris*, *Nitroca*, Syncarides : *Bathynella*, Isopodes : *Microcharon*, *Angeliella*, *Proasellus* et *Stenasellus*, Amphipodes : *Balcanella* (Ingolfiellidés), *Niphargus*, *Niphargopsis*, *Salentinella* et *Bogidiella*.

Ces organismes ont des types morphologiques soit filiformes facilitant les déplacements dans les interstices (*Stygothrombidium*, Ingolfiellidés et *Bathynella*), soit très globuleux avec volvation possible en position de défense (*Parasalentinella*).

De nombreux groupes sont directement issus de milieux marins benthiques et des milieux interstitiels littoraux où vivent encore les espèces voisines (*Bogidiella*, *Microcharon*, *Angeliella*...).

D'importantes migrations affectent saisonnièrement les organismes : les Plécoptères (*Leuctra*) montent à la surface en Octobre et effectuent la mue imaginale. Les migrations verticales vers la surface peuvent provoquer des dérives accidentelles au moment des crues : les Crustacés hypogés semblent particulièrement attirés dans ces périodes sous les premiers galets. Ces animaux sont ainsi mis à la disposition des prédateurs épigés à la suite des émergences et des dérives accidentelles.

Nous soulignerons l'importance des interstices où l'éclosion des œufs peut s'étaler sur plusieurs mois pour certains Insectes épigés, l'étalement des cycles biologiques étant de règle chez les hypogés. D'autre

part, les jeunes larves nombreuses, à l'abri des prédateurs, y trouvent à faible profondeur plus de chances de survie, augmentant ainsi la productivité de ce type de benthos.

c) La productivité de la biocoenose interstitielle.

Les graviers immergés présentent sur plus d'un mètre d'épaisseur une grande capacité disponible pour le peuplement. Les facteurs nutritionnels et l'oxygénation y sont favorables. Decamps voit dans ce milieu « un véritable réservoir à partir duquel le benthos des cours d'eau s'édifie constamment ». Aucune étude ne rend compte actuellement de l'activité quantitative et de la productivité de ce milieu. Les premières tentatives qualitatives ont été ébauchées par M.H. GALHANO (riv. Douros au Portugal) et nous avons tenté à partir de ces données et des observations réalisées sur le terrain d'établir une chaîne trophique hypothétique.

Le niveau de production est limité au périphyton des premiers galets exposés à la lumière. Il devient important dans les biefs calmes et sur les galets des plages en été.

Le niveau de décomposition est certainement le plus important en raison de la surface offerte par le substrat interstitiel comparable à celui d'une station d'épuration à lit bactérien. Les Bactéries et les Champignons (Levures et Actinomycètes), dont le rôle a été abordé dans les sédiments littoraux, minéralisent les débris végétaux mélangés en temps de crue aux sédiments remaniés.

La granulométrie et le tassement déterminent une perméabilité qui permet l'arrivée du flux d'oxygène nécessaire à l'activité des micro-organismes aérobies. Mais certaines zones défavorables (aval de plage à gravier et de piles de ponts par exemple), où les sédiments sont plus fins et riches en matières organiques, voient prédominer les fermentations (décompositions anaérobie). De tels substrats sont azoïques.

Les représentants de la micro et méiofaune occupent pour la plupart la place de consommateurs brouetteurs ou lécheurs des graviers. L'argile rouge mélangée aux matières organiques et aux résultats du

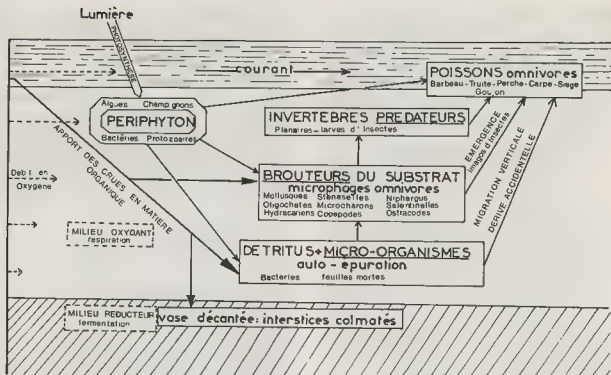


FIG. 4. — La communauté du benthos et du milieu interstitiel du Tarn à Ambialet.

travail bactérien (acides aminés et vitamines) colore le tube digestif des Oligochètes, Mollusques et Crustacés. Les Péracarides sont polyphages.

Ce sont finalement les Poissons qui constituent le sommet de cette chaîne trophique. Dans la zone considérée, le barbeau et la truite arc-en-ciel sont de gros mangeurs de larves d'Insectes qui chassent dans les courants et sous les galets.

Du point de vue faunistique et trophique, les graviers prennent une grande importance dans le cours moyen où le remaniement dû aux crues assure un apport de matière organique qui sera progressivement recyclé. L'oxygénation est par ailleurs suffisante dans la zone superficielle « fertile » pour assurer une auto-épuration du cours d'eau, sans pour autant arriver à une minéralisation génératrice d'eutrophisation. La production des décomposeurs est déviée vers une chaîne complète.

II. — LA DESTRUCTION DES PLAGES A GRAVIERS ET SES CONSÉQUENCES

Nous résumerons les effets biologiques en nous référant aux observations réalisées sur le cours du Tarn, en ajoutant toutefois certaines conséquences prévisibles observées par d'autres auteurs ayant travaillé sur des cours d'eau comparables (ANGELIER et coll. sur le Lot 1972-75).

1. UNE POLLUTION MÉCANIQUE : EFFETS IMMÉDIATS D'UN DRAGAGE.

La chaîne d'événements consécutifs au prélèvement massif d'alluvions est la suivante sur les points de dragages exploités pendant plusieurs mois.

a) Destruction de la zone superficielle fertile

et de sa biocoenose. L'exemple du gravier du Courris avant sa destruction est significatif. Cette plage n'avait jamais été draguée, si ce n'est pour des besoins locaux réduits.

Un prélèvement dans la plage primitive immergée en aval du pont (st. m) et en amont (st. f) fournissait la densité suivante pour des pompages de 50 litres d'eau le 5 avril 1967.

st. f	0,7 m de prof. 0,4 m de prof.	<i>Niphargus</i> : 117 <i>Niphargus</i> : 44	<i>Leuctra</i> : 68 <i>Leuctra</i> : 21
st. m	0,8 m de prof. 0,6 m de prof.	<i>Niphargus</i> : 29 <i>Niphargus</i> : 2	<i>Leuctra</i> : 34 <i>Leuctra</i> : 9

C'est la zone située entre 0,7 et 1,2 m de profondeur qui révèle la plus grande densité de méiofaune (BOU, 1968) et la liste faunistique traduit également la grande diversité des espèces récoltées (plus de 20 espèces de Crustacés et Insectes).

b) Kemise en suspension des fines particules (argile) et matières organiques.

Les mesures de D.B.O. (Agence de Bassin) effectuées en aval des effluents rejetant les produits de lavage mettent en évidence une pollution organique non négligeable (sablère de St. Rome de Tarn : 500 à 2 000 équ./hab. de même pour les sablières de Lincou).

Nous pouvons estimer sommairement à 20 000 équivalent/habitant la pollution organique créée entre Trébas et Albi par l'activité des sablières remettant en suspension les produits fins de dragage et rejetant sans décantation les produits de lavage.

D'autre part, les particules remises en suspension provoquent une turbidité journalière correspondant à la période d'activité photosynthétique du phytoplancton. On voit alors cumuler deux phénomènes :

— arrêt de la photosynthèse en été, avec le déficit de production d'oxygène correspondant,

— la destruction par biodégradation des chlorophylles qui se transforment en phéophytines et en nitrates.

c) Le dépôt des vases dans les biefs calmes en aval du point de dragage, avec colmatage des zones superficielles fertiles des plages à galets et graviers.

Sur ces vases se développent alors les herbiers à *Potamogeton pectinatus* et *P. natans*.

d) La destruction des frayères de nombreuses espèces piscicoles (truite notamment).

e) Enfin, les dragages constituent une menace pour les puits filtrants des installations de captage d'eau des syndicats inter-communaux. Nous rappellerons le déchaussement des puits d'Albi et Saint-Juéry, l'activité trop rapprochée d'un dragage les ayant transformé en simples crépines (la reprise de l'érosion faisant disparaître la membrane biologique et le substrat classé par une granulométrie naturelle).

Les captages de Trébas et d'Ambialet sont menacés par deux exploitations récemment envisagées. Dans ce dernier cas, la destruction d'une île modifiera le profil longitudinal, et une reprise de l'érosion menacera le puits situé 50 mètres en amont.

2. LES MODIFICATIONS ULTÉRIEURES AU DRAGAGE.

a) L'augmentation de la section du cours d'eau prend une importance capitale par ses conséquences. Le lit est approfondi (3 à 7 m d'épaisseur d'alluvions enlevés par endroits) et le dragage des rives aboutit à la formation d'un talus. On obtient ainsi une réduction de la vitesse du courant, allant dans certains biefs jusqu'à une stagnation estivale.

Le régime trophique de la rivière est alors totalement modifié et ressemble au cas du Lot étudié par ANGELIER et ses collaborateurs. Le phytoplancton se développe en été avec l'apparition du verdissement caractéristique. Cette eutrophisation est aggravée par les pollutions organiques et une minéralisation d'amont (lessivage d'engrais, effluents de stations d'épuration). De tels biefs jouent alors le rôle de lagunes.

b) la décantation des matières polluantes et vases intervient lorsque la vitesse est inférieure à 0,3 m/s (elle est complète à 0,05). Les boues restent en place dans le lit et un réchauffement peut les faire entrer en fermentation.

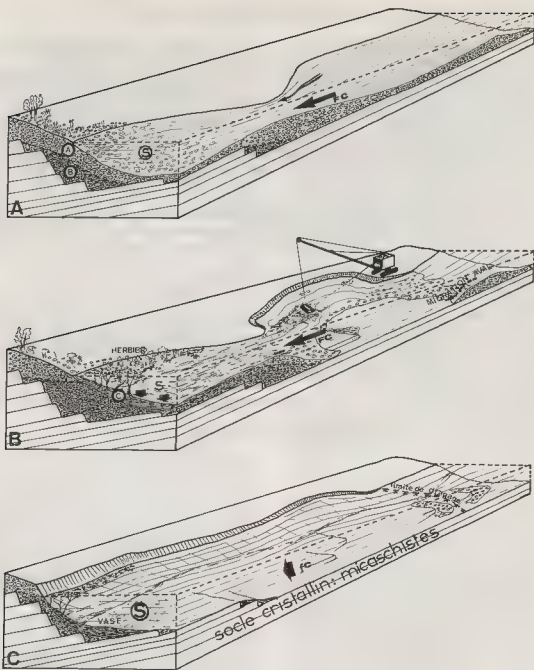


FIG. 5. — Effets d'une pollution mécanique; le dragage en rivière.

A) Avant intervention :

Courants de vitesse moyenne (FC) en rapport avec la section du lit (S); zone fertile des alluvions remanés (A) et zone stérile à interstices colmatés (B).

B) Pendant le dragage : pollution primaire :

Fines alluvions en suspension décantant en vase (C) après avoir créé une turbidité et une pollution indirecte (limons organiques et déficit d'oxygénation d'origine photosynthétique).

C) Après dragage : pollution secondaire :

Courant faible (FC) sur grande section de lit (S) avec pour conséquences eutrophisation et échauffement des nouveaux biefs calmes.

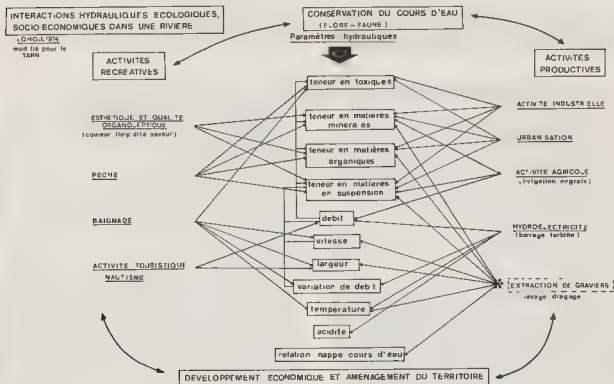


FIG. 6. — Interactions hydrauliques, écologiques, socio-économiques dans une rivière (LOUQU, 1974, modifié pour le Tarn).

c) Parmi les conséquences piscicoles :

- les unes directes aboutissent à une mort brutale dans les biefs privés d'oxygène;
- les autres indirectes sont liées à la destruction de la chaîne trophique du milieu interstitiel (dragage et colmatage).

Certaines périodes cumulent les facteurs défavorables : ce fut le cas du cycle hydrologique 1967-68 où les débits furent très faibles, les températures chaudes et les dragages se poursuivirent pendant la période estivale. Les Barbeaux affamés présentaient une musculature anormalement réduite. Les « Poissons à grosse tête » atteints en fait de malnutrition étaient entraînés dans les turbines des usines hydro-électriques, les plus gros étant retenus par leur tête sur les grilles. Parallèlement, les sondages révélèrent une faune interstitielle peu dense.

Les graviers de remplacement sur les plages précédemment draguées montrent une faible densité sans rapport avec les nombres cités pour Courris en 1967. La plage reconstituée sous le pont de Courris ne peut fournir actuellement plus de 10 *Niphargus* et 6 Pléocoptères pour les mêmes profondeurs et quantités d'eau pompées en 1967.

d) L'effet synergique d'un dragage en amont d'un bief calme précédemment dragué provoque une auto-pollution.

La turbidité provenant de l'activité de dragage entraîne la biodégradation des chlorophylles en phéophytines, puis l'apparition des nitrates et nitrites. Le phénomène se répercute vers l'aval où il est parfois aggravé par l'implantation des micro-centrales hydro-électriques, heureusement peu nombreuses sur le Tarn.

Ainsi, les dragages du Tarn entre Millau et Albi ont pour effet principal d'accentuer les pollutions industrielles et urbaines des localités aveyronnaises.

CONCLUSION : MESURES CONSEILLÉES

A court terme, il convient de sauvegarder les gravières primitifs peu nombreux qui n'ont pas encore obtenu d'autorisation d'exploitation. Pratiquement ces plages et îles ont été préservées par les difficultés d'accès. Mais paradoxalement, l'aménagement de la route touristique de la vallée du Tarn a eu pour effet principal la disparition des belles plages des méandres qui furent alors accessibles aux gros véhicules des exploitants.

L'été étant la période la plus défavorable en raison des faibles débits et de l'activité photosynthétique, il serait opportun d'interdire l'extraction et le lavage des granulats, et tout particulièrement d'équiper les installations de bassins de décantation efficaces.

A long terme, la limitation des autorisations devrait aboutir à l'arrêt des exploitations dans le lit de la rivière. Les solutions de remplacement sont déjà expérimentées avec succès et les gisements évalués au niveau des alluvions anciennes des terrasses moyennes du Tarn en aval d'Albi.

Actuellement, les autorisations préfectorales comportent un certain nombre de réserves inspirées par la législation : « l'interdiction des extractions au-dessous du niveau normal du lit du Tarn, ... de modifier le régime et l'écoulement des eaux du Tarn, ... d'effectuer des extractions pendant les mois de juillet et d'août, ... qu'à aucun moment le lit du fleuve ne soit modifié, le paysage conserve son caractère et son harmonie, les travaux d'exploitation ne modifient pas le régime hydraulique et le caractère écologique de la rivière... » sont autant de mises en garde qui témoignent de la bonne volonté administrative. Ces réserves sont assez restrictives pour annuler l'exploitation des gisements dont les réserves sont situées dans la zone interdite par ailleurs remarquablement définie. Mais l'activité destructrice qui se manifeste en toute saison sur les berges du

Tarn démontre nettement que les textes administratifs restent lettre morte sur le terrain.

BIBLIOGRAPHIE

- BERTHELEMY (C.), 1968. — Contribution à la connaissance des *Leuctridae* (Plécoptères). *Ann. de Limnologie*, 4 (2), 175-198.
- BORDES (J.M.), LUCHETA (J.C.) et ROCHARD (M.), 1972. — Etude d'un écosystème d'eau courante : le Lot. *Thèse 3^e Cycle, Univ. P. Sabatier, Toulouse*, 152 p.
- BOU (C.), 1968. — Faune souterraine du Sud Ouest du Massif Central. II. Contribution à la connaissance des eaux souterraines de l'Albigeois. *Ann. de Spéléo.* 23 (2), 441-473.
- BOU (C.), 1974. — Recherches sur les eaux souterraines - 25 - Les méthodes de récolte dans les eaux souterraines interstitielles. *Ann. de Spéléo.*, 29 (4), 611-619.
- BOU (C.), BRU (H.), CUBAYNES (R.) et MARTIGNAC (G.), 1972. — Connaissance du Tarn : géologie, géographie physique et économique, *Tome I, édit. ICSO*, 180 p.
- DECAMPS (H.), 1971. — La vie dans les eaux courantes. *P.U.F.* 128 p.
- GALHANO (M.D.), 1974. — Sur les relations trophiques probables de quelques éléments benthiques de l'estuaire du Douro. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 110 (1, 2), 21-25.
- GOURBAULT (N.) et LESCHER-MOUTOU (F.), 1968. — Recherches sur les eaux souterraines - 4 - Etude de la faune hypogée peuplant le sous-écoulement du Nert. *Ann. de Spéléo.*, 23 (4), 735-742.
- HENRY (J.P.), 1976. — Recherches sur les Asellides hypogés de la lignée *cavaticus* (Crustacea, Isopoda, Asellota). *Thèse d'Etat Univ. de Dijon*, 270 p.
- HUSMANN (S.), 1975. — Versuche zur Erfassung der vertikalen Verteilung von Organismen und chemischen Substanzen im Grundwasser von Talauen und Terrassen; Methoden und erste Befunde. *Int. Journ. Speleol.*, 6, 271-302.
- LOHOU (R.), 1974. — L'aménagement de la vallée du Lot : vers des conclusions « opérationnelles ». *Adour-Garonne, Revue Agence de Bassin*, 5, 44-52.
- MAGNIEZ (G.), 1976. — Contribution à la connaissance de la biologie des *Stenasellidae*. (Crustacea, Isopoda, Asellota des eaux souterraines). *Thèse d'Etat de l'Univ. de Dijon*, 228 p.
- ROUGH (R.), 1970. — Recherches sur la faune aquatique souterraine continentale. *Bull. Soc. Ecol.*, 1, (4), 205-214.

RÉFLEXIONS POUR UNE THÉORIE DES ÉCOSYSTÈMES

par Serge FRONTIER

O.R.S.T.O.M., 24, rue Bayard, 75 008 Paris
et Station Zoologique, 06230 Villefranche-sur-Mer

RÉSUMÉ

Des recouvrements apparaissent entre un certain nombre de théories et d'hypothèses concernant les écosystèmes, envisagés des points de vue thermodynamique et cybernétique.

Les écosystèmes sont, du premier point de vue, des systèmes dissipatifs. On en reconnaît les propriétés essentielles dans le flux d'énergie et le cyclage de la matière dont ils sont le siège.

Du second point de vue, ils sont définis par un réseau d'interactions mutuelles entre populations, et entre celles-ci et le milieu. La succession écologique, de l'écosystème pionnier au climax, est envisagée en tant qu'accumulation d'information signifiante, apte à conférer de plus en plus d'indépendance du système vis-à-vis des fluctuations du milieu, en particulier des fluctuations des apports en sels nutritifs. La résilience (persistance du réseau d'interactions) et la stabilité (persistance des rapports quantitatifs) qui en résultent sont de nature homéostatique, et ne doivent pas être confondues avec la robustesse des écosystèmes juvéniles et simples, adaptés du fait même de leur caractère pionnier à des conditions de stress, mais dont la stabilité reflète celle du flux d'apports nutritifs.

Des stratégies contradictoires peuvent s'observer, à des échelles d'espace et de temps différentes, entre l'écosystème et les populations qui le composent. En écologie comme ailleurs, les lois des systèmes complexes commencent à peine à être abordées; il apparaît des propriétés et conditions d'existence non prévues par

l'analyse et la modélisation des systèmes simples. Pour ce qui nous intéresse :

— La diversité, et surtout la connectivité optimales sont très inférieures aux valeurs maximales possibles.

— Le cadre spatial des interactions doit impérativement être introduit dans les modèles. En raison de la diversité des facultés de déplacement des éléments, l'aire moyenne sur laquelle on considère chaque interaction doit être explicitée. L'hétérogénéité de la répartition des populations, donc des interactions, joue un rôle essentiel

— Les différents éléments d'un système ont un « coût », sans doute essentiellement d'ordre énergétique mais peut-être aussi d'ordre différent. Il existe une gestion de l'information fonctionnelle, optimale dans les systèmes les plus mûrs et à certaines échelles d'espace et de temps : pour que l'efficacité globale soit maximale, compte tenu d'un approvisionnement limité en énergie, en matière ou en d'autres grandeurs conservatives, les éléments les plus coûteux doivent être en même temps les plus rares, sans toutefois disparaître. La théorie permet de prévoir la forme des distributions optimales des éléments en fonction de leurs coûts : on aboutit à des lois rang-fréquence vérifiées par les statistiques d'espèces dans les écosystèmes naturels, à certains stades des successions écologiques et à certaines échelles d'observation. Ces lois devraient être le point de départ d'un nouveau type d'analyse globale des écosystèmes.

SUMMARY

Reflexions towards an ecosystem theory

Comparisons are made between some theories and hypothesis about ecosystems, standed from the view-point of Thermodynamics and Cybernetics

Thermodynamics : Ecosystems are dissipative systems, in which energy flow and matter cycling are the most important properties.

Cybernetics : Ecosystems are emerging from an interaction network between the populations, and between them and the environment. The ecological succession, leading from pioneer ecosystem to climax, is here considered as an accumulation of significant information, which leads to more and more independence of the system in respect to environmental fluctuations, especially fluctuations of nutrient supply. The resilience (persistence of an interaction network) and the stability (persistence of quantitative relations) are homeostatic properties. They are not to be confused with robustness of juvenile, simple ecosystems : as a matter of fact, the "stability" of such pioneer, adapted to stress ecosystems, reflects the stability of the nutrient flow.

Contradictory strategies at to be observed ecosystem and populations which compound them, at various time and space scales. In Ecology as well as other fields, the laws of complex systems hardly begin to be investigated.

Properties, and existing conditions, appears, which were not forecasted from the analysis of simple systems;

— optimal values of diversity and connectivity are very less than maximal theoretical values;

— the spatial frame is to be introduced in the models. The mean area of an interaction is to be explicitated, for the diversity of displacement power of ecosystem elements is great. The heterogeneity of population distribution and interactions distributions is important,

— the various elements of one system have a "cost", probably an energetic one, but perhaps of other kind also. The management of significant information is optimal in the more mature ecosystems, and at certain space and time scales. The global efficiency is maximal, taking into account a limited input of energy, matter and other conservative quantities, when the most expensive elements are also the rarest, without disappearing from the system. The theory leads to a prevision of optimal shape of distributions of elements against cost of them; it leads to a rank-frequency presumable distribution, which fits fairly good with the species distributions found in natural conditions, at a number of successional stages, and at some observation scales.

Such regularities may give a new starting point for the global analysis of Ecosystems.

INTRODUCTION

Nous nous proposons ici de relier entre elles un certain nombre de théories et d'hypothèses de travail, et de chercher s'il se dégage, en l'état actuel, une problématique permettant d'entrevoir une théorie rendant compte des propriétés globales des écosystèmes.

Nous nous heurterons d'emblée à une difficulté d'homogénéité de l'exposé : certains points soulevés risquent de paraître banaux ou d'une généralité extrême; nous pensons cependant nécessaire de les évoquer car ils permettront d'explicitier des recoupements entre raisonnements plus spécifiques. D'autres seront au contraire très techniques; nous nous

contenterons de les exposer de façon sommaire, en renvoyant aux ouvrages et articles approfondis.

Un écosystème est d'abord un *système*, entité pouvant être définie comme « un ensemble d'éléments ayant des relations mutuelles, et se comportant comme un tout à une échelle de perception donnée » (FISCHER et GIRARD, 1975). Etayons cette définition par l'énoncé de quelques propriétés des systèmes :

1. Les éléments dépendent les uns des autres dans leurs fonctionnements, et constituent donc un *réseau d'interactions*. Chaque interaction est *mutuelle*, c'est-à-dire fonctionne (dissymétriquement) dans les deux sens.

2. De cet ensemble d'interactions résultent des *propriétés globales* et un *fonctionnement global*, non

entièrement prévus par les propriétés et fonctionnements des éléments composants : en effet, à ces derniers doivent être ajoutés ceux qui découlent des relations entre éléments. Il y a émergence d'un niveau macroscopique, nouveau par rapport au niveau défini par les éléments

3. En retour, *l'ensemble agit sur les parties* : les propriétés et le fonctionnement d'un élément plongé dans le système sont différents de l'élément isolé — à supposer que cet élément puisse exister isolément.

Les systèmes vivants, à quelque échelle qu'on les discerne — cellule, organisme ou écosystème —, répondent pleinement à ces définitions, et montrent des propriétés supplémentaires :

3 bis. *Chaque élément ne peut exister (ou, du moins, persister) qu'inséré dans le système*. Sauf conditions particulières et pour un temps limité (par exemple, dans des conditions expérimentales) un organe cellulaire ne peut vivre hors d'une cellule, ni une population hors d'un écosystème. Seules des macromolécules peuvent, semble-t-il, être stables en dehors d'un système vivant : il est permis de voir ici la limite du phénomène vivant.

4. *L'organisation vivante est de type hiérarchique*, c'est-à-dire qu'à tout niveau :

- a) les éléments sont eux-mêmes des systèmes (des « sous-systèmes »);
- b) les structures émergées s'organisent entre elles, suscitant l'apparition d'un nouveau niveau macroscopique. Ainsi apparaît une succession dans l'ordre des complexités croissantes : macromolécules — organites — cellules — tissus et organes — organismes — populations — écosystèmes. Dans cette succession d'ailleurs, un terme ne désigne pas un niveau unique et bien défini, mais plutôt une échelle de perception, ou un intervalle d'échelles de perceptions. Par exemple, la notion d'écosystème n'est pas univoque, car une souche d'arbre peut être considérée comme un écosystème, de même que la forêt à laquelle elle appartient, le bassin versant et, à la limite, la biosphère.

Ce défaut de cloisonnement ou de « feuilletage » précis dans l'ordre des complexités vient du fait

qu'aucune structure vivante n'est jamais fermée, et qu'une nouvelle interaction peut apparaître à un niveau de perception quelconque. La délimitation d'un élément ou d'un sous-système est donc parfois délicate, et généralement avant tout pragmatique, ou heuristique, liée à une technique de perception.

A un niveau donné, l'organisation qui détermine ce niveau utilise, en les combinant, les propriétés globales des sous-systèmes qui la composent. L'organisation pourra être décrite qu'en n'utilisant que ces propriétés globales, et en ignorant la « réalité interne » des éléments — ce que l'on exprime en disant qu'on considère ces derniers comme des boîtes noires, pour lesquelles on ne connaît que l'information qui entre et celle qui sort. Cette optique se trouve à la base de la construction des modèles; on voit que ces derniers se réfèrent toujours à une échelle de perception choisie.

5. Le réseau d'interactions qui détermine un système vivant comporte, comme aspect essentiel, un *échange incessant de matière et d'énergie entre les éléments*, ce qui donne une clé pour l'analyse globale : nous allons développer cet aspect.

SYSTÈMES DISSIPATIFS

Une façon de considérer un écosystème (et plus généralement un système vivant) est de l'envisager en tant que *structure traversée par un flux de matière et d'énergie*. Permanence de la structure et permanence de ce double flux sont liés intimement. L'aspect descriptif et thermodynamique de ce phénomène fait l'objet d'un très grand nombre d'ouvrages et d'articles ; citons seulement MOROWITZ (1968) qui en donne une analyse approfondie et cependant accessible

Des systèmes traversés par un flux ininterrompu d'énergie sont appelés *systèmes dissipatifs*. Ils ne satisfont pas aux conditions de la Thermodynamique classique, qui traite de systèmes fermés, soit à l'équilibre, soit au voisinage de l'équilibre et tendant à y revenir selon des processus linéaires et réversibles :

l'évolution de ces derniers systèmes est une homogénéisation inéluctable, qu'exprime le deuxième principe de la Thermodynamique. L'existence, le maintien, et par surcroît la complexification croissante des structures vivantes pose un paradoxe apparent, qu'on lève traditionnellement en remarquant que le système est couplé avec le milieu, et que l'augmentation ou le maintien d'ordre au sein du système se fait aux dépens d'une augmentation accélérée d'entropie du milieu, en sorte qu'au total l'entropie de l'ensemble augmente (cf. raisonnements de SCHROEDINGER, 1945 : « l'être vivant se nourrit de néguentropie »).

Toutefois le raisonnement ne prévoit pas qu'une augmentation locale d'ordre se produise aux dépens de l'ordre ambiant, plutôt qu'une homogénéisation uniforme. Des développements récents (PRIGOGINE, 1968; GLANSDORFF et PRIGOGINE, 1971; PRIGOGINE, 1972) ont permis de découvrir les propriétés de systèmes en perpétuel déséquilibre thermodynamique, sièges de phénomènes irréversibles et non linéaires, et ouverts à un flux d'énergie. Ces propriétés rendent compte de l'apparition spontanée et de la persistance de dissymétries extrêmement improbables du point de vue de la Thermodynamique classique : à l'intérieur d'un flux de matière-énergie certaines fluctuations, au lieu de s'amortir, ont tendance à se maintenir et même à s'amplifier, jusqu'à atteindre un équilibre dynamique. Une structure macroscopique, stable à une certaine échelle de temps, éventuellement évolutive à une échelle de temps plus grande (dérive spontanée, ou adaptative, du point d'équilibre) émerge alors.

Un exemple simple en est donné par le système de courants de convection qui apparaît au sein d'un liquide chauffé par sa face inférieure et refroidi par le haut (flux de chaleur vertical). Ces courants s'établissent en même temps que le gradient thermique : ils se disposent en « cellules », qui réalisent une organisation de l'espace, infiniment improbable si l'on se trouvait au voisinage de l'équilibre énergétique. Le maintien de cette structure est lié à la permanence du flux d'énergie. La matière transite à travers la structure, en étant recyclée continuellement.

Les auteurs cités donnent de nombreux exemples pris dans la physique et la chimie. Un fait significatif est la fréquente apparition de *phénomènes périodiques* soit dans le temps (pulsations, cycles), soit dans l'espace (cellules de convection juxtaposées). MOROWITZ (*loc. cit.*) établit qu'un ordre moléculaire apparaît dans tout système traversé par un flux d'énergie, et démontre le théorème suivant : *dans un système à l'état stationnaire, le flux d'énergie donne lieu à au moins un cycle de matière*. L'exemple suivant est donné : un récipient est constitué de deux compartiments maintenus à des niveaux d'énergie différents (à des températures différentes, ou bien irradiés différemment etc.); il s'ensuit un flux permanent d'énergie de l'un à l'autre. Un gaz présentant deux isomères A et B remplit les deux compartiments, et diffuse sans contrainte de l'un à l'autre. L'équilibre entre les deux isomères n'est pas le même aux deux niveaux d'énergie : l'équilibre dans l'ensemble du récipient n'est donc jamais réalisé et une organisation, c'est-à-dire une dissymétrie, apparaît en même temps qu'un cycle s'établit et persiste : $A \rightarrow B$ dans le premier compartiment; diffusion de B du premier compartiment dans le second; $B \rightarrow A$ dans le second compartiment; diffusion de A du second compartiment dans le premier; et ainsi de suite.

Toute complexification du système accentue ces caractéristiques; l'introduction de délai d'action aboutit à l'apparition de rythmes; les auteurs voient dans cette thermodynamique la Thermodynamique de la Vie, susceptible de prévoir le phénomène biologique depuis l'échelle infra-cellulaire jusqu'à celle de la biosphère. En effet, l'organisation hiérarchique est elle-même impliquée dans l'existence des structures dissipatives :

— *Un sous-ensemble d'une structure dissipative est lui-même une structure dissipative* puisqu'il est constitué d'un ensemble d'éléments en interaction, traversé par un flux d'énergie-matière. Le recyclage de la matière peut cependant ne pas être complet : nous verrons, sur l'exemple des écosystèmes, que l'évolution des systèmes vivants pourrait se caractériser par l'acquisition de cycles de matière de plus en plus fermés.

— D'autre part, au niveau macroscopique défini par l'apparition des premières structures, peuvent apparaître des fluctuations qui s'amplifient et s'organisent, créant un nouveau niveau de structures. *Un ensemble de structures dissipatives interconnectées est lui-même une structure dissipative.*

Ces constatations sont à l'opposé des systèmes de la thermodynamique classique : un sous-ensemble d'un système fermé n'est pas en général un système fermé, et le deuxième principe ne s'y applique pas; d'autre part des systèmes fermés ne peuvent s'organiser entre eux puisqu'ils ne peuvent, par définition, échanger d'énergie.

MARGALEF (1968) énonce le principe d'une divisibilité « presque infinie » des écosystèmes : tout écosystème peut être conceptuellement divisé en compartiments, par un ensemble arbitraire de frontières pouvant être spatiales, fonctionnelles (par exemple trophiques), ou même quelconques. D'un compartiment à l'autre existent des interactions dissymétriques : passage d'énergie-matière de l'un vers l'autre, contrôle de l'un par l'autre etc. L'ensemble de ces interactions, quel que soit le système de frontières, réalise les propriétés globale du système complet. Nous montrerons à la fin de cet article que certaines lois relatives à la stabilisation des systèmes complexes, telles que les distributions des espèces, semblent se vérifier au niveau de sous-systèmes variés (taxocénoses diverses, quelle que soit leur importance) : de telles constatations semblent se rattacher à ce que nous avons dit de la divisibilité et de l'associativité des systèmes dissipatifs.

ÉCOSYSTÈMES

Les écosystèmes correspondent aux niveaux d'intégration que déterminent les interactions entre populations animales, végétales et le milieu. Du point de vue thermodynamique, l'essentiel de ces interactions est réalisé par les liaisons trophiques, amplement décrites dans la littérature écologique : connections entre producteurs primaires, consommateurs successifs, détrivores, décomposeurs; rendements tradition-

nellement admis comme étant de l'ordre de 10 %, mais en fait très variés d'un échelon trophique au suivant, et même à l'intérieur d'un échelon; pyramides des biomasses, des productions, des énergies. Le flux d'énergie, dans l'ensemble du réseau trophique comme dans l'une de ses parties, est entièrement ouvert; le flux de matière, par contre, est fermé dans une proportion qui varie selon l'élément chimique et selon l'état de maturité de l'écosystème. On reconnaît les propriétés des systèmes dissipatifs.

Au réseau d'interactions trophiques s'ajoute un réseau d'interactions auxiliaires modifiant l'efficacité du premier. En effet, un peuplement vivant modifie les conditions climatiques, édaphiques et biochimiques ambiantes, lesquelles influent en retour sur les éléments du peuplement. Une partie de l'énergie transiting dans l'écosystème est ainsi soustraite au flux principal, et consacrée à des modifications de structure. On peut inclure dans ce réseau auxiliaire les transferts d'énergie consacrés aux déplacements des organismes, modifiant les relations spatiales entre populations (MARGALEF, 1973).

Le caractère évolutif des structures écologiques continue aujourd'hui d'être l'objet d'une réflexion intense, car les problèmes qu'il soulève sont loin d'être résolus.

On voit les écosystèmes se créer et, si les conditions externes sont suffisamment stables, évoluer spontanément et suivant des régularités bien établies à un niveau statistique. Un peuplement s'installe, modifie le milieu, donnant ainsi la possibilité de s'installer à un autre peuplement, et ainsi de suite jusqu'à installation de l'état stationnaire appelé climax. Une masse considérable d'observations et de réflexions des deux dernières décennies permettent d'établir avec quelque certitude la liste des principaux aspects de la succession écologique allant du peuplement pionnier au climax. Citons, en représentant MARGALEF (1968) et ODUM (1969, 1971) :

1. Augmentation de la biomasse totale jusqu'à une limite atteinte avec le climax.
2. Augmentation de la production brute et de la production nette jusqu'à un maximum atteint à un

stade intermédiaire de la succession. Ensuite, la production brute diminue jusqu'à équilibrer la respiration : la production nette devient alors nulle, on retrouve la proposition précédente.

3. Diminution du rapport production / biomasse, c'est-à-dire de la vitesse de renouvellement de la biomasse.

4. Diminution du flux d'énergie par unité de biomasse : il faut de moins en moins d'énergie pour maintenir vivante une même quantité de matière. MARGALEF (1970) y voit une application du principe de moindre action.

5. Recyclage de plus en plus effectif des éléments minéraux. Un écosystème jeune ne peut vivre sans apports extérieurs; en même temps, il évacue en permanence une partie de sa matière. L'écosystème évoluant, les détritiques s'incluent de plus en plus dans le réseau trophique, et la biomasse tend de plus en plus à se maintenir grâce à un circuit fermé des éléments chimiques essentiels. Une « production de régénération » se substitue à la « production nouvelle ».

En outre, si l'on considère la quantité totale d'éléments minéraux dans l'écosystème, on constate que la plus grande partie se trouve dans le milieu extérieur chez les écosystèmes jeunes, dans la biomasse et les parties mortes non décomposées (« nécromasse ») chez les écosystèmes mûrs.

Les deux aspects succession et recyclage sont liés au point que lorsqu'un écosystème est *exploité*, c'est-à-dire est l'objet d'un prélèvement régulier de matière-énergie par l'homme, ou par un autre écosystème, ou par un phénomène physique, ou bien lorsqu'il est *alimenté* naturellement ou artificiellement en éléments nutritifs, il rétrograde dans la succession et se maintient à un état juvénile.

6. Augmentation des diversités spécifique et biochimique. Parallèlement, les réseaux d'interactions se complexifient, particulièrement le réseau trophique (nombre croissant de prédateurs, parasites, symbiontes, détritiques), mais également le réseau d'interactions édaphiques et biochimiques. Les niches écologiques se diversifient et se spécialisent. Au total,

l'organisation du système s'accroît. Il s'ensuit une augmentation des possibilités homéostatiques; mais ce point soulevant des polémiques actuelles, nous le reprendrons en détail plus loin.

7. La taille moyenne des organismes augmente — par apparition de grandes tailles et non disparition des petites; en d'autres termes, la diversité des tailles augmente.

8. Les cycles biologiques, simples et courts chez les espèces d'écosystèmes jeunes, avec vitesses de croissance et de multiplication élevées, sont supplantés par des cycles longs et complexes, comprenant l'apparition de formes de résistance et de protection, et de comportements et déplacements capables de compenser le ralentissement de la croissance et de la multiplication. On a écrit que la « qualité » se substitue à la « quantité ». Plus précisément, une partie de l'énergie transitant dans le réseau trophique est soustraite à la *croissance*, et consacrée au *développement* de structures — y compris l'apparition de niveaux trophiques supérieurs, coûteux en énergie puisque le rendement d'un échelon trophique au suivant est faible.

L'organisation d'un écosystème coûte en énergie. Le maintien dans un état juvénile d'un écosystème exploité vient de ce que le prélèvement d'un excédent de production interdit à celui-ci de consacrer cette énergie à son développement, c'est-à-dire retarde sa maturation, aux bénéfices d'une maturation accrue du système exploitant. Des exemples similaires se rencontrent en Economie (VIEIRA DA SILVA, 1975).

STABILITÉ, RÉSILIENCE, ROBUSTESSE

Les différents aspects de la succession écologique ne sont pas indépendants. On en cherche traditionnellement un dénominateur commun dans l'acquisition d'homéostasie — parfois sans bien préciser sur quelles variables porte cette homéostasie, et c'est là l'origine de la polémique actuelle.

On a, au total, création et maintenance d'une biomasse maximale compte-tenu d'un apport d'énergie fixé; tendance vers une économie d'énergie par unité

de biomasse maintenue; tendance vers une indépendance de plus en plus effective vis-à-vis des fluctuations externes. Il s'édifie, en particulier, une indépendance vis-à-vis des fluctuations des apports en sels nutritifs. REICHLÉ et al. (1974) y voient une adaptation à la pénurie habituelle de ces éléments dans le milieu: le carbone et l'eau, excédentaires, ne sont complètement recyclés qu'à l'échelle de la biosphère. Cette contrainte est palliée par l'établissement de cycles courts permettant de préserver un capital d'éléments minéraux. La stabilité des cycles de matière, et des flux d'énergie qui leur sont liés, est une condition essentielle: en effet, toute oscillation se traduit par une inégalité entre quantités produites et quantités consommées, donc par un ralentissement du flux total et par une ouverture du cycle.

La stabilité d'un écosystème jeune est étroitement liée à celle des apports trophiques, dont il ressent tous les à-coups. C'est la stabilité des cellules de convection évoquées plus haut. Elle est remplacée dans les écosystèmes mûrs par une *stabilité homéostatique*, autorisant sinon une constance de la biomasse, du moins son adaptation sans à-coups aux fluctuations à long terme du milieu. Le « contrôle physique » et remplacé par le « contrôle biologique » (BOESCH, 1974). La stabilité du stock d'éléments biogènes devient alors remarquable: GOLLEY (1972), par exemple, montre que si l'on augmente expérimentalement six fois les apports en potassium dans une forêt tropicale, on n'obtient aucune modification décelable du stock minéral dans la biomasse.

On affirme classiquement qu'au cours d'une succession s'observe la complexification progressive de l'écosystème, qui en même temps se structure de façon à *contrôler de mieux en mieux les démographies de ses divers éléments* grâce à la mise en place d'un réseau de feed-backs. Le critère de sélection se trouve vraisemblablement dans une augmentation durable de la biomasse. Une diminution de la biomasse rend en effet le système non concurrentiel pour l'occupation de l'espace et l'utilisation des ressources du milieu; mais une augmentation temporaire a le même effet (sous réserve du rôle

de l'hétérogénéité spatiale, que nous envisagerons par la suite), car cette augmentation se répercute à d'autres niveaux trophiques par des diminutions de biomasse et donc au total par des diminutions du flux d'énergie. Or, flux d'énergie et biomasse (c'est-à-dire quantité de matière structurée) sont liés, en vertu des propriétés des systèmes dissipatifs. En conclusion, le maintien d'une biomasse maximale pour une énergie incidente donnée, a lieu pour une stabilité maximale des flux.

Ceci posé on doit regretter, avec le Premier Congrès International d'Ecologie (La Haye, septembre 1974), l'imprécision du terme « stabilité », utilisé suivant les cas pour désigner:

- la simple constance (absence de changements);
- l'inertie (résistance aux perturbations);
- l'élasticité (vitesse à laquelle le système perturbé revient à son état initial),
- la stabilité cyclique (oscillations stationnaires);
- la stabilité de trajectoire (telle que la reproductibilité d'une succession).

HOLLING (1973) distingue, au terme d'une analyse pertinente, *stabilité* et *résilience*. La première notion désigne l'aptitude d'un système à revenir à son état d'équilibre, défini quantitativement, après qu'il s'en soit éloigné fortuitement. Il s'agit évidemment d'une aptitude définie sur un intervalle de temps court par rapport aux dérives spontanées ou adaptatives de l'écosystème. Les conditions d'équilibre sont définies dans un domaine de l'espace de phase appelé *domaine d'attraction*, à l'intérieur duquel toute fluctuation suscite l'apparition d'une force de rappel. Si le système est transporté en dehors du domaine d'attraction, il perd son point d'équilibre et dérive jusqu'à ce qu'il se détruise, ou jusqu'à ce qu'il soit capturé par un nouveau domaine d'attraction, caractéristique d'une nouvelle position d'équilibre a priori différente de la première. SMITH (1968), pour ne citer qu'un exemple, signale que dans les Grands Lacs canadiens, après une phase de surexploitation du poisson, suivie par l'effondrement des rendements et l'abandon de la pêche, les effectifs des différentes espèces se stabilisent à des niveaux et suivant des proportions très différents des valeurs initiales.

La résilience désigne la persistance qualitative d'un réseau de relations à l'intérieur d'un système, en dépit des fluctuations des variables d'état et de transfert et des paramètres.

Le passage d'un domaine d'attraction à un autre peut ne pas affecter la résilience : les espèces et leurs relations subsistent. Qui plus est, la résilience peut utiliser des variations quantitatives que d'autres mécanismes simultanés ont tendance à tamponner; il y a alors *conflit* entre stabilité des flux et des biomasses, et persistance des structures.

On en vient à comprendre que la « finalité » d'un système naturel complexe n'est peut-être pas unique, et peut comporter des contradictions. Le système est composé de sous-systèmes pouvant entrer en concurrence aussi bien entre eux qu'avec le système global. Le conflit de stratégies entre l'écosystème et les populations qui le composent est mis en évidence par certains auteurs tels que GOODMAN (1974), qui cite des exemples, empruntés à la littérature, d'« oscillations adaptatives » maintenues par la sélection, et permettant la persistance d'espèces et de liaisons que ne permettrait pas un mécanisme de contrôle démographique.

Des stratégies contradictoires de sous-systèmes suscitent au niveau de l'écosystème des contre-réactions desquelles ressortent les propriétés de stabilité et de résilience *globales*. Celles-ci n'impliquent pas que l'on constate une stabilité de toutes les variables et paramètres, à toutes les échelles d'observation.

Plusieurs des acceptations du terme stabilité inventoriées par ORIAN (loc. cit.) n'ont trait qu'à une persistance qualitative de l'écosystème, sans qu'il soit précisé s'il s'agit d'une persistance de simple aspect et composition qualitative, ou au contraire de structure et de relations. Cette persistance est obtenue soit à l'intérieur d'un intervalle de perturbations ne dépassant pas les possibilités du système ou des espèces; soit au contraire, dans des conditions dites « extrêmes » : à savoir, que lorsqu'un écosystème juvénile est atteint par une perturbation, il se régénère vite du fait de son caractère de peuplement pionnier. C'est la persistance que l'on observe dans les peuplements d'estuaires et d'éboulis. Une pertur-

bation identique désorganiserait un écosystème plus mûr en lui faisant dépasser ses limites d'homéostasie, et en le faisant rétrograder dans la succession, voire être remplacé par un peuplement pionnier. C'est ainsi que LARSEN (1974) décrit l'effet d'un cyclone sur un ensemble de communautés benthiques d'estuaire : après un retour aux conditions habituelles, on constate que l'inondation a beaucoup plus affecté les communautés d'aval, plus diversifiées et adaptées à un régime régulièrement salé, que celles d'amont, plus simples car constamment soumises à des variations du milieu créant une sélection d'espèces eurytopes. WOODWELL (1970) note par ailleurs la faible spécificité écologique des peuplements juvéniles, en remarquant qu'une pollution ou des conditions climatiques sévères font apparaître le même peuplement végétal de type juvénile.

Cette « stabilité » des écosystèmes jeunes, qui les rend aptes à résister à des perturbations violentes qui briseraient un système fondé sur des mécanismes délicats d'homéostasie, doit être appelée *robustesse*. Elle est liée essentiellement à la robustesse des espèces présentes, et non à la robustesse de leurs interactions, au demeurant rares. Quant à la stabilité quantitative de ces systèmes, elle est liée à la stabilité du milieu, et les variations de ce dernier peuvent donner lieu à d'importantes fluctuations dans les biomasses et les dominances d'espèces : LARSEN (loc. cit.) en donne un exemple convainquant.

MARGALEF (1957 et suiv.) met en évidence l'aspect cybernétique du processus de maturation des écosystèmes, qui équivaut à un *stockage d'information*. Il se réalise, lors du climax, un couplage milieu-peuplement apte à compenser l'effet de toute fluctuation *prévisible*. Par contre, les fluctuations non prévues (un accident, une pollution), désorganisent le système. En d'autres termes, un écosystème mûr stabilise sa masse et ses flux grâce à des mécanismes homéostatiques, dépassés par une fluctuation non inscrite dans la structure. Au contraire un écosystème simple, formé d'espèces robustes, est mal auto-stabilisé; mais il est le seul, par élimination, à pouvoir persister ou se reconstituer rapidement en cas de stress.

COMPLEXITÉ ET HOMÉOSTASIE : L'HYPOTHÈSE DIVERSITÉ-STABILITÉ

Les distinctions précédentes étant bien établies, nous rejoignons certains participants du Premier Congrès International d'Ecologie pour affirmer que les rapports entre stabilité/résilience et diversité/complexité sont loin d'avoir fait encore l'objet d'une réflexion suffisante.

En premier lieu, il peut ne s'agir que de rapports statistiques. Toute rétro-action particulière est un cas d'espèce : le nombre de boucles, et encore moins le nombre d'éléments dans un système, ne sauraient faire prévoir sa capacité de stabilisation.

Devant la complexité de tout système naturel, rendant illusoire son analyse exhaustive, on a recours à la « Cybernétique statistique » qu'est la Théorie de l'Information. Le dixième théorème de SHANNON (1948) établit que la capacité du canal d'information agissant en retour pour compenser une déviation, doit être au moins égale à l'augmentation d'entropie provoquée par la déviation. Il s'ensuit qu'un canal d'information important (c'est-à-dire une possibilité de choix importante dans le cheminement de l'énergie à travers le système) semble garantir la stabilité du flux total. C'est le raisonnement de MAC ARTHUR (1955), qui le premier relie la stabilité du flux énergétique global à la diversité du système, définie comme quantité d'information nécessaire pour décrire l'ensemble des cheminements théoriquement possibles (indices de diversité de SHANNON et de MARGALEF — qui ne diffèrent que par la façon de déterminer les probabilités). La diversité mesure alors la capacité du canal, à supposer que toutes les successions d'éléments soient également probables. Ce n'est évidemment jamais le cas, et certains auteurs introduisent la notion pertinente de *connectance*, qui est la proportion de liens effectivement réalisés dans le système, par rapport au nombre total de liens mathématiquement possibles (GARDNER et ASHBY, 1970).

La connectance étant connue, et mesurée par une nouvelle quantité d'information qui est l'information

du réseau d'interactions, on n'a toujours qu'une estimation des possibilités *potentielles* du système : on ne sait rien de l'efficacité avec laquelle cette information est utilisée dans la finalité globale du système. Cette *information efficace*, encore appelée *fonctionnelle*, ou *signifiante*, ou *sémantique* (1) n'est pas mesurable dans l'état actuel de la théorie (cf. JOHNSON, 1970; THEODORIDIS et STARK, 1971).

Comme nous l'avons fait remarquer, une action en retour n'a d'effet régulateur qu'à l'intérieur de certaines limites de fluctuations, qui définissent un domaine d'attraction. GOODMAN (1974) rappelle, en citant des exemples, que l'introduction arbitraire, au même titre que la suppression arbitraire d'espèces dans un écosystème, entraîne à moyen terme une diminution de la diversité spécifique : ou bien les nouvelles espèces prolifèrent sans contrôle (l'écosystème ne les ayant pas « prévues »); ou bien elles

(1) Par analogie avec l'information linguistique. La diversité d'un système de symboles est la mesure d'une quantité d'information mathématique. En fait, une faible proportion de cette information est « sémantique », puisque peu d'assemblages de symboles ont une signification dans un code donné. Soient pas sans risque, la liaison négative entre complexité et stabilité est donnée pour une des conclusions du Congrès.

Des exemples sont donnés à l'appui, où l'analyse d'un cas particulier ou d'une expérimentation aboutit à une telle relation inverse. En fait, les références sont parfois tronquées : HUNO et al. (1971) ne sont cités par BOESCH (1974) que pour affirmer la relation inverse chez les insectes d'une série de parcelles, or elle est directe pour la végétation. Des observations et des expériences telles que celles de PAINE (1966) ne sont pas citées : elles démontrent que la suppression des carnivores dans un peuplement fait s'effondrer en même temps diversité et stabilité : le système redevient « physiquement contrôlé », avec prédominance d'un très petit nombre d'espèces, pouvant à tour de rôle monopoliser l'espace.

A cette argumentation approximative (sur l'intentionnalité de laquelle nous nous garderons d'avoir une opinion) s'ajoute la confusion cultivée entre stabilité ou résilience homéostatiques des écosystèmes mûrs, et robustesse des écosystèmes jeunes adaptés aux stress, ainsi que nous l'avons analysé. Il s'ensuit dans l'esprit des auteurs une réhabilitation des systèmes simples, seuls à pouvoir résister à des formes d'activité humaine telles que surexploitation et pollution. Notons que ces systèmes simples sont parfois une conséquence de la surexploitation et de la pollution, en sorte que l'argumentation constitue un système fermé. Cependant JACOBS, présentant devant le congrès le groupe de travail « Diversity, stability and maturity in ecosystems influenced by human activities », parle de la « surprenante stabilité des monocultures », et l'attribue à la gestion humaine et, en fin d'analyse, à la « structure hautement diversifiée et bien tamponnée de la société humaine » (sic !). L'hypothèse diversité-stabilité se trouverait donc réabillée... par pesticides et tracteurs interposés.

suscitent des rétro-actions positives : le changement agit alors comme un stress, et l'écosystème régresse.

En résumé, toute multiplication des éléments d'un système n'entraîne pas automatiquement une augmentation de son organisation fonctionnelle : encore faut-il que des liens fonctionnels se créent, et que ces liens aient pour conséquence une stationnarité nouvelle ou accrue, ou bien une meilleure adaptation au milieu. Dans cette perspective, la diversité spécifique n'indique que de façon très grossière la capacité *a priori* d'autostabilisation du système.

Pourtant, une masse considérable d'observations des dernières décennies semble indiquer une corrélation généralement fiable entre la diversité spécifique dans les écosystèmes naturels d'une part, et leur maturité et leurs possibilités d'autostabilisation d'autre part. Ces observations, loin d'être anecdotiques comme le prétend GOODMAN (*loc. cit.*), valent par leurs recoupements ; jointes à certains développements récents que nous traiterons plus loin, elles donnent à penser que la diversification dans les conditions naturelles est loin d'être équivalente à une diversification obtenue par juxtaposition d'espèces choisies au hasard dans la biosphère. Elle comporte l'acquisition d'information signifiante dans une proportion bien supérieure à ce que peut réaliser une accumulation arbitraire de liaisons, à plus forte raison une simulation par un modèle dans lequel les conditions (encore très mal connues) d'une information fonctionnelle ne sont absolument pas introduites. L'évolution naturelle des écosystèmes tend à sélectionner des structures aboutissant à un renforcement de l'homéostasie. Il ne nous semble pas justifié de se débarrasser d'un trait de plume de l'hypothèse « diversité-stabilité », jugée « naïve quoique bien intentionnée », en se fondant sur les propriétés de certains modèles mathématiques (MAY, 1974) (2).

On doit reconnaître que le problème de la stabilité homéostatique n'a encore pratiquement pas été

abordé à l'échelle de complexité des écosystèmes réels. GARDNER et ASHBY (1970) font remarquer qu'on n'a encore qu'une très mauvaise connaissance des conditions de stabilité des systèmes de grande taille, tels qu'un aéroport de 100 avions ou une ville de 10 000 habitants. Il est probable que des progrès dans cette direction mettront en évidence des propriétés et des conditions d'existence non prévues par l'étude et la modélisation des systèmes simples. Certaines perspectives apparaissent déjà, et nous allons tenter de les inventorier.

CONNECTANCE OPTIMALE

Les auteurs que nous venons de citer, ainsi que MAY (1971 et suiv.), JEFFRIES (1974, 1975), abordent le problème au moyen de modèles linéaires complexes. Ils démontrent que, dans un système *assemblé au hasard*, la stabilité est la plus probablement obtenue pour une connectance optimale très inférieure à 100 % : par exemple, 13 % pour un système à 10 éléments. La transition est brutale entre stabilité et instabilité au niveau du seuil de connectance. L'intensité des interactions intervient également : de faibles interactions peuvent admettre une connectance forte, et inversement. Enfin, une hiérarchisation des interactions permet de supporter davantage de connectance.

De tels modèles comportent une forte part d'arbitraire, tant dans les hypothèses sur la forme des interactions, que dans les critères de « stabilité ». Rappelons aussi qu'il s'agit de modèles linéaires, alors que les processus réels s'éloignent souvent de la linéarité ; enfin, ils décrivent des systèmes fermés. On peut s'interroger sur la valeur de la méthode, même à titre de recherche d'une approximation, quand on connaît la différence entre la thermodynamique linéaire des systèmes clos, et la thermodynamique non linéaire des systèmes dissipatifs, auxquels appartiennent précisément les écosystèmes. SILJAK (1974) affirme cependant que ces modèles montrent une large tolérance vis-à-vis de la non-linéarité et de la variation dans le temps des paramètres d'interactions. D'autre part il semble d'un grand intérêt

(2) MAY, soutenu par plusieurs participants du Congrès, tire argument de ce que les modèles mathématiques complexes qu'il a éprouvés sont moins stables que les modèles simples. Bien que l'auteur se déclare en 1973 (d'après WAGNER, 1974) conscient qu'il ne fait qu'explorer les propriétés d'un modèle, comme on étudie les propriétés d'une fonction en mathématiques, et que ses hypothèses ainsi que son critère de « stabilité » ne

de montrer, même de cette façon, que les propriétés des systèmes complexes ne peuvent être entièrement prévus à partir de la modélisation des systèmes simples.

Enfin, l'optimisme n'est peut-être pas injustifié pour la raison suivante : les propriétés déduites des modèles rappellent des constatations faites sur les écosystèmes réels. MAC ARTHUR (1955) indiquait déjà que là où il y a beaucoup d'espèces la stabilité est obtenue avec des régimes alimentaires très spécialisés et peu de niveaux trophiques, c'est-à-dire avec peu de connectance (cas de la forêt tropicale). Cela n'est pas toujours vrai et, dans le milieu marin par exemple, on observe beaucoup d'espèces, de nombreux niveaux trophiques, et relativement peu de spécificité alimentaire; or ce milieu est généralement bien tamponné (non pas robuste !). Les interactions sont en moyenne faibles, ce qui permet une forte connectance.

Enfin, l'organisation par blocs hiérarchisés est une caractéristique de tout système vivant.

CADRE SPATIO-TEMPOREL

Les considérations précédentes sont quantitatives et statistiques, et si la notion de connectance améliore celle de diversité dans la prévision des capacités homéostatiques, on peut lui appliquer la même critique qu'à celle-ci : on n'accède qu'à une potentialité de stabilité. De toute évidence d'autres facteurs sont requis. GOLLEY (1974) en fait une analyse rapide dans laquelle il distingue trois attributs des écosystèmes :

- masse de matière vivante : elle est associée plutôt aux propriétés d'inertie, mais aussi à la quantité d'éléments nutritifs stockés, dont nous avons vu plus haut la signification;

- nombre d'options pour le cheminement de la matière et de l'énergie : dans une certaine mesure la diversité et la connectivité répondent à cette notion, encore qu'elles ne donnent aucun renseignement sur la souplesse et la possibilité d'empiètement des fonctions, facteurs essentiels d'après l'auteur;

- les délais et l'organisation dans le temps des réponses (« timing »), extrêmement importants dans tout système de rétroactions, puisque suivant les cas on obtient des oscillations amorties, ou entretenues (phénomènes d'hystérésis), ou une instabilité complète.

Ce facteur « temps » mérite d'être considéré. Il est rare de constater dans la nature des oscillations régulières : elles n'ont lieu que dans des cas très simples et dans des systèmes relativement clos, et font immédiatement l'objet d'une note. On observe la plupart du temps des oscillations induites par les conditions externes (périodicités saisonnières, nycthémerales...), auxquelles se superposent des variations apériodiques dites « aléatoires » car on n'en discerne pas les causes. Ces variations, dont l'intervalle indique l'amplitude du domaine d'attraction, témoignent de la complexité des interactions et de l'impossibilité d'atteindre un régime stationnaire : on ne décrit qu'une variance dans le temps (3).

Il se peut que la complexité du réseau de feedbacks se manifeste, entre autres, par une diversification des délais d'action. Si une fluctuation fait sortir le système de son domaine d'attraction, elle peut parfois être maîtrisée à plus long terme grâce à une autre boucle à délai d'action plus long. Cet aspect, à notre connaissance, n'a pas encore été envisagé par les constructeurs de modèles. Il semble intuitivement que, si une fluctuation engendre dans un écosystème une série de contre-réactions à délais diversifiés, il s'ensuive une amélioration de la stabilité. La technologie utilise de telles solutions. Il est même possible que cette diversification réponde à des lois d'optimalité, c'est-à-dire qu'il existe une distribution optimale des délais de réponse; ce champ d'investigation reste entièrement ouvert.

Le cadre spatial des interactions doit également être introduit dans notre image du fonctionnement

(3) L'analyse spectrale des séries temporelles, qui est une décomposition de cette variance en quantités additives rapportées aux différents rythmes significatifs (Aron., 1975), semble cependant aboutir à la découverte de périodicités endogènes masquées au premier abord. Le problème analytique non résolu actuellement est celui de la non-stationnarité, les périodicités étant stables sur des intervalles de temps trop courts pour qu'elles puissent être révélées significativement.

global de l'écosystème. Nous y voyons deux aspects :

— *Aire moyenne d'une interaction.* MARGALEF (1968, 1973) s'inquiète de ce que l'espace sur lequel on décrit un ensemble d'interactions ne soit jamais introduit dans les modèles dynamiques du type « loi d'action de masse ». Bien que le problème ait été évoqué dans des réunions internationales (GONZALEZ-BERNALDEZ, 1970), on ne précise généralement pas dans la formulation si les variables considérées se réfèrent à un point de l'espace, ou désignent une moyenne sur une aire et de quelle importance. Or, non seulement des phénomènes différents se produisent aux différentes échelles d'espace et de temps, mais, en raison des vitesses de déplacement variables des diverses espèces (donc des diverses interactions), l'espace n'a pas la même signification pour les différents éléments du système. Plus précisément, un individu d'une espèce consommatrice est sensible à la densité moyenne de ses proies sur une aire qui dépend de ses possibilités de déplacement (et aussi du temps pendant lequel il peut rester à jeun, etc...). L'aire d'interaction est généralement plus grande pour un carnivore que pour un herbivore, pour un macrophage que pour un microphage; la taille des organismes intervient entre autres à ce niveau. Quant aux producteurs primaires, ils dépendent de la répartition des éléments nutritifs dans le milieu et de leur diffusion.

Une interaction décrite par une équation différentielle, ou tout autre algorithme, se rapporte donc à une aire sur laquelle on retient les valeurs moyennes des variables. Ces aires varient suivant le niveau trophique, et le problème que pose cette particularité pour la modélisation d'un système complet n'a pas encore été résolu. Il faudrait probablement introduire une description probabiliste, incluant les distributions (toujours surdispersées) des différents termes, ce qui nous conduit au deuxième aspect :

— *Hétérogénéité du milieu ambiant et de la répartition des organismes.* Cet aspect, à l'opposé du précédent, a été envisagé par plusieurs auteurs. HUFFAKER (1958) démontre expérimentalement que la dynamique proie-prédateur dépend du cadre spatial, et précisément des barrières partielles que peut comporter le milieu pour une ou plusieurs popu-

lations. Ce problème est fortement lié au précédent : si les dynamiques dépendent des distributions, les caractères statistiques de celles-ci dépendent de l'échelle d'observation (FRONTIER, 1973, 1974). L'échelle introduite dans un modèle d'interaction devra coïncider avec une échelle de « perception du milieu par le prédateur », qui dépend de ses capacités de déplacement : on est reconduit au problème précédent. HOLLING et EWING (1971) introduisent la « contagion de l'attaque » dans un modèle proie-prédateur : on a peut-être là la clé de l'introduction du cadre spatial dans les modèles.

Dernière contrainte : pour tout type d'interaction, l'espace peut être divisé en compartiments dont les évolutions ne sont pas synchrones : à l'hétérogénéité spatiale s'ajoute une hétérogénéité dans le temps, de telle sorte qu'une moyenne effectuée sur une aire trop vaste pourra masquer complètement la dynamique existante. De plus, des migrations de matériel se produisent d'un compartiment à l'autre. Des modélisations introduisant des taux de migration ont été tentées (exemples donnés dans HOLLING, 1973); les systèmes traités sont toutefois artificiellement simples, fermés, et l'on prévoit de grandes difficultés quand il s'agira de modéliser des écosystèmes complets. Là encore, l'espoir paraît tenir non pas à une analyse déterministe exhaustive, mais à l'établissement de modèles fondés sur des distributions statistiques des paramètres et des variables d'état et de transfert.

LOIS RANG-FRÉQUENCE : ADAPTATION À LA DIVERSITÉ DES « COÛTS » DES ÉLÉMENTS DANS LE SYSTÈME

L'existence de contraintes supplémentaires intérieures aux systèmes complexes est démontrée par des statistiques relatives aux répartitions des individus par espèces dans une biocénose, ou dans une partie de celle-ci telle qu'une taxocénose. On sait depuis longtemps que ces répartitions ne sont pas quelconques. La représentation qu'on en donne habituellement est la courbe décrivant les effectifs ou les pourcentages en fonction du rang des espèces classées par ordre d'abondance décroissante. Les

courbes obtenues en échelle log-log ou semi-log ont des allures variées selon les circonstances; elles ont été souvent décrites en liaison avec les mesures de diversité spécifique: voir par exemple WILLIAM (1964). Certains auteurs en ont tenté une formulation mathématique et une interprétation; cette dernière est quelquefois assez peu convaincante, cependant le modèle mathématique proposé garde sa valeur descriptive.

MAC ARTHUR (1957, 1960) déduit de trois hypothèses distinctes relatives au recouvrement des niches écologiques, trois lois rang-fréquence. La première, seule à avoir été utilisée par la suite, s'identifie à la distribution dite du « bâton brisé »: répartition moyenne des longueurs de n segments provenant du partage d'un segment de longueur fixée à l'avance par $n-1$ points au hasard (PIELOU, 1969; FRONTIER, 1976). Dans le modèle, l'effectif total de la biocénose ou de la taxocénose est représenté par la longueur du « bâton », et les longueurs des segments du partage sont proportionnelles aux pourcentages des n espèces. En fait, on peut montrer que la même distribution peut s'obtenir à partir de diverses hypothèses de départ (COHEN, 1968), toutes revenant à *n'introduire aucune information avant partage*, les seules contraintes étant le non-empiètement des segments, et leur sommation donnant une quantité fixée. Il semble donc qu'appliqué aux biocénoses, le modèle ne décrive que la répartition au hasard de N individus en n espèces distinctes, en d'autres termes l'absence de singularité dans l'organisation des individus en espèces. L'équirépartition, extrêmement improbable (même approximativement) dans le cas d'un partage au hasard, représenterait une de ces singularités, qui n'est jamais réalisée dans les écosystèmes réels. La distribution de Mac Arthur est observée dans certains cas: peut être les cas où, en raison d'un échantillonnage portant sur un mélange de biocénoses, les espèces récoltées sont distribuées de façon plus ou moins aléatoire (FRONTIER et BOUR, 1977). La plupart du temps, les espèces dominantes sont plus fréquentes, et les espèces les moins représentées plus rares, que d'après le modèle. Ces dernières montrent une raréfaction rapide, que Mac Arthur a tenté d'interpréter en

disant qu'elles représentent un peuplement voisin mal échantillonné: en les considérant isolément, on trouve qu'elles se répartissent entre elles suivant une nouvelle distribution en « bâton brisé ».

MOTOMURA (1947) propose un autre raisonnement, repris par INAGAKI (1967). On obtient, en coordonnées semi-logarithmiques, une droite dont la pente caractérise la diversité de la taxocénose. La loi est vérifiée dans un certain nombre de cas, mais on obtient souvent en milieu aquatique non pas un seul alignement de points, mais plusieurs segments successifs, dénotant la coexistence de plusieurs communautés, chacune ayant sa loi propre (INAGAKI, *loc. cit.*, d'après des données de Ernst; BINET et DESSTIER, 1972).

D'autres lois descriptives ont été proposées, sans interprétation causale; elles sont également vérifiées dans un certain nombre de cas: série logarithmique de FISHER *et al.* (1943); loi log-normale de PRESTON (1948, 1962), etc. Par ailleurs ODUM *et al.* (1960) relie la structure logarithmique à la structure hiérarchique de l'écosystème.

Des lois rang-fréquence ont été déterminées dans un tout autre domaine: celui de la statistique des symboles dans un code, et particulièrement des mots dans une langue réelle. Des travaux empiriques ayant montré de remarquables alignements, en échelle log-log, suivant des droites de pente -1 , MANDELBROIT (1953) fait une analyse cybernétique du phénomène, fondée sur l'adaptation d'un code à la capacité d'un canal d'information. Le raisonnement est repris par BRILLOUIN (1959); il n'est pas hors de propos de le rappeler ici.

La capacité d'une voie est le nombre maximal d'unités d'information qu'elle peut transmettre par unité de temps. Le code comprend des signaux de différentes probabilités (donc porteurs de diverses quantités d'information), et de différentes longueurs. Il s'agit de trouver un code tel que la voie soit utilisée de façon optimale, c'est-à-dire tel que la quantité moyenne d'information transmise par unité de temps soit maximale.

Si les symboles sont tous de même durée, leur équiréquence assure la condition requise: la quan-

tité d'information transmise est alors égale à la capacité de la voie. Si les symboles sont de durées différentes, on conçoit que les plus longs doivent être en même temps les plus rares, sans toutefois disparaître. On démontre que la transmission optimale a lieu pour une distribution de fréquences précise des symboles en fonction de leurs durées : on doit avoir

$$p_n = e^{-ct_n}$$

où n est le rang du symbole, p_n sa fréquence, t_n sa durée et c une constante. Il est alors possible de calculer la loi rang-fréquence des symboles : fait important, la variable t_n s'élimine et il vient

$$p_n = P(n + B)^{-\gamma}$$

$$\text{ou } \log p_n = \log P - \gamma \log(n + B)$$

où P est le nombre de messages possibles, B et γ des constantes. Les courbes obtenues en échelle log-log montrent une convexité vers le haut à gauche, puis deviennent très proches d'une droite de pente $-\gamma$. Un très bon ajustement est trouvé dans les statistiques des mots des langues réelles, ce qui tend à indiquer que les langues réelles sont des systèmes de transmission d'information qui se sont élaborés au cours des âges en réalisant une adaptation optimale entre code et voie. Toutefois les mots, dans ces statistiques, ne sont pas classés par longueurs : ils ne le sont que par fréquences, vraisemblablement en fonction d'un « coût » qui n'est pas la durée du symbole, mais une dépense d'ordre psychophysiologique. La loi est indépendante de la nature et des caractéristiques de ce coût puisque la variable correspondante s'élimine du calcul ; on pourra généraliser le raisonnement et l'appliquer à toute sorte de « coût » attaché au symbole, sans qu'il soit nécessaire d'en préciser la nature. La seule contrainte est que ces coûts soient additifs, et que leur somme pour un système donné ait une valeur fixée.

De fait ce type de loi, mis en évidence pour la première fois en linguistique, régit toute une classe de systèmes impliquant une gestion de l'information, à coût total fixé. PETRUSZEWICZ (1972) le retrouve pour diverses variables socio-économiques : nombre

d'habitants des villes, effectifs des métiers, salaires etc..

L'idée d'une application aux écosystèmes revient à MARGALEF (1957) : l'auteur observe la loi de Mandelbrojt dans certains peuplements planctoniques, ce qui suggère que :

a) les espèces les plus rares sont en même temps les plus coûteuses d'un certain point de vue (que la relation rang-fréquence ne permet pas d'expliquer) ;

b) que les écosystèmes naturels réalisent, par la distribution des espèces qui les constituent, un ajustement de la fréquence à ce coût, optimal suivant un certain critère. Ce dernier peut être relativement explicité : maximisation de la quantité d'information réalisée par la répartition des individus en espèces distinctes. Il semble justifié d'admettre que cette quantité est en rapport avec la quantité d'information fonctionnelle transmise ou stockée dans le réseau d'interactions réalisant le système. Le critère de sélection pourrait se trouver entre écosystèmes d'organisations variées, sur la base d'une stabilité et d'une résilience maximales : nous sommes reconduits à la discussion précédente.

La propriété fondamentale de la variable « coût » est son caractère additif, lié à l'existence d'un coût total limité mis à la disposition du système. Il vient aussitôt à l'esprit que la grandeur concernée dans le cas des écosystèmes est la quantité de matière et d'énergie par unité de temps. Un flux d'énergie incidente et un approvisionnement en matériel nutritif limités doivent être utilisés en vue d'une compétitivité maximale. L'analyse des successions écologiques confirme ce critère. Cependant, comme les sources limitatives sont variées (énergie, éléments nutritifs divers), la stratégie est peut-être multiple ; et peut-être comporte-t-elle des conflits, à moins qu'elle soit déterminée par un facteur limitant unique. Le problème reste entièrement ouvert, et des analyses approfondies du type de celle de Mandelbrojt, appliquées à diverses situations concrètes, seraient sans doute d'un haut intérêt.

D'autre part, on est loin de pouvoir affirmer que l'énergie et la matière nutritive sont les seules gran-

deurs conservatrices de l'écosystème. JOHNSON (1970) suggère l'existence d'une classe d'information *signifiante* pour laquelle le système est clos, c'est-à-dire en possède une quantité limitée dans l'état stationnaire : dès lors, il est traversé par un flux d'information significative. L'organisation est sans cesse détruite par augmentation d'entropie, et recrée, mais pas aux dépens de n'importe quelle augmentation d'entropie ambiante. Il se pourrait que l'information significative d'un système constitue donc elle aussi l'objet d'un « coût » des éléments dans le système, base d'une gestion optimale conduisant aux lois limites décrites. Ce point de vue n'est d'ailleurs pas indépendant du point de vue purement énergétique : on sait en effet que l'augmentation et le maintien de l'organisation d'un système sont coûteux en énergie. La part d'énergie soustraite à la croissance et consacrée au développement, c'est-à-dire à l'accumulation d'information significative, pourrait servir à la mesure de cette dernière.

ORIAN (1974) évoque par ailleurs le coût d'une adaptation à un certain état du milieu, en tant que perte des possibilités d'adaptation à d'autres états possibles : c'est le coût de la spécialisation, mesuré en tant que risque. Un coût génétique peut également être introduit à ce niveau.

Quoiqu'il en soit, l'évolution naturelle des écosystèmes se confond dans cette optique avec l'acquisition d'une structure optimale pour la gestion de l'information structurale, compte tenu de sources limitées. L'observation des diagrammes rang-fréquence le long d'une succession écologique est significative à cet égard.

UTILISATION DES DIAGRAMMES RANG-FRÉQUENCE DANS L'ANALYSE DES SUCCESSIONS ÉCOLOGIQUES

Les exemples venus à notre connaissance ont trait aux peuplements aquatiques, en l'occurrence au plancton marin et d'eau douce. La succession écologique se traduit par une successions d'allures caractéristiques de la courbe rang-fréquence, parallèlement à l'évolution de la diversité spécifique. On reconnaît trois stades principaux (fig. 1) :

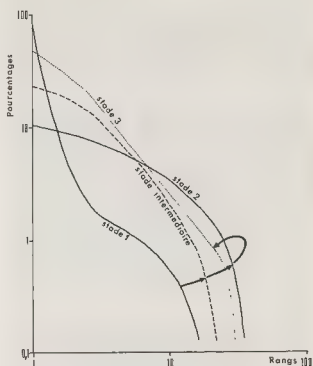


FIG. 1. — Allures des diagrammes rang-fréquence au cours d'une succession écologique dans le plancton : stade 1 (peuplement juvénile), stade 2 (peuplement mature), stade 3 (peuplement vieux, ou changement d'échelle de la diversité ?). Echelle log-log.

— *Stade 1* : début de la succession. La courbe a une allure en S en échelle log-log, concave vers le haut à gauche, convexe à droite. Elle traduit l'abondance d'un très petit nombre d'espèces principales; la rareté des suivantes, dont les points représentatifs s'alignent sur un segment de droite au voisinage du point d'inflexion; enfin, un contingent d'espèces très rares sans doute mal échantillonnées, donnant une chute rapide des effectifs en fin de courbe. La diversité spécifique est faible. Ce stade s'observe dans des conditions d'enrichissement, d'exploitation ou de pollution : il caractérise un peuplement juvénile.

Au cours de la succession, la convexité de la courbe gagne sur la gauche; de ce fait, la diversité augmente.

— *Stade 2* : début de maturité. La courbe prend une allure se rapprochant du modèle de Mac Arthur,

sans toutefois l'atteindre car les espèces dominantes continuent d'être plus fréquentes, et moins équilibrées, que d'après la théorie du « bâton brisé » ; la chute pour les espèces les plus rares est plus brutale. La diversité est alors maximale.

— *Stade 3* : il arrive qu'après le stade précédent, le diagramme tende à devenir rectiligne (du moins dans sa partie gauche, la chute à droite étant toujours brutale). Dans une publication antérieure (FRONTIER, 1969), nous fondant sur une déformation continue du diagramme, nous avions rapporté une telle allure rectiligne à un stade intermédiaire entre 1 et 2 (fig. 2). Des travaux plus récents (TRAVERS, 1971; DEVAUX, 1976) montrent que l'on obtient également cette figure dans un stade postérieur à ce que nous pensions traduire la maturité maximale du système; en même temps la diversité diminue

Cette évolution évoque un « vieillissement » de l'écosystème, certains éléments pouvant devenir mal contrôlés et tendre à monopoliser l'espace, comme en début de succession. En fait rien n'est moins sûr, puisque c'est le stade 3 qui semble le mieux ajusté à une loi de Mandelbrojt. On peut donc penser que c'est lui qui correspond au climax. La diversité optimale ne serait alors pas la diversité maximale réalisée dans la succession

Une troisième interprétation est fournie par TRAVERS (*loc. cit.*), d'après qui le stade 3 est lié à un « changement d'échelle de la diversité ». Nous sommes tentés de le suivre dans cette opinion : en effet les raisonnements développés jusqu'à présent omettent un point fondamental : la référence à une échelle d'espace. On obtient des diagrammes rang-fréquence et des diversités spécifiques différents suivant qu'ils se rapportent à un échantillon unique, ou à un ensemble d'échantillons rapprochés, ou à une zone ou une période de temps importantes. L'hétérogénéité du peuplement variant le long de la succession écologique, ainsi que selon les saisons et bien d'autres facteurs, on peut rencontrer des changements d'allure en restant à une même échelle d'observation : ils seront dus en partie à un changement d'échelle des phénomènes statistiques.

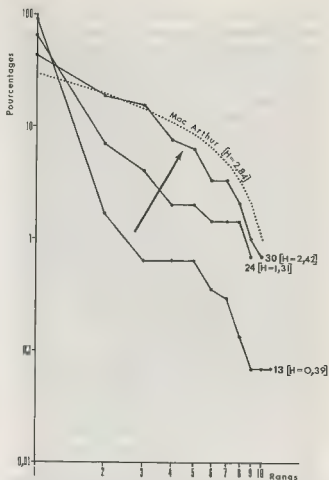


FIG. 2. — Diagrammes rang-fréquence pour les Euphausiacés dans une série de récoltes effectuées d'est en ouest le long de l'équateur, à travers le Pacifique (ROGER, 1967). Il se produit un enrichissement en sels nutritifs à l'est, puis une dérive vers l'ouest, on a donc une succession de stades écologiques : stade juvénile (station 13 à l'est), stade intermédiaire (station 24), stade mature (station 30 à l'ouest). Parallèlement, l'indice de diversité H augmente, mais sans atteindre la valeur correspondant à la distribution de MAC ARTHUR pour le même nombre d'espèces. Echelle log-log.

Un exemple publié récemment (FRONTIER et BOUR, 1977) nous montre des diagrammes rectilignes pour des ensembles d'une vingtaine de récoltes planctoniques, réparties sur un trajet de 130 km dans la même masse d'eau; les échantillons individuels donnent au contraire des diagrammes se rapprochant du stade 1 (prédominance d'une espèce, puis palier : simple traduction d'une répartition surdispersée, avec

relative exclusion des « essais » des différentes espèces). Si l'on rassemble les échantillons en une même statistique, la distribution des espèces se montre caractéristique d'un système mûr.

De même, une allure très voisine d'une distribution de Mandelbrojt est obtenue si l'on groupe les Ptéropodes d'une dizaine de stations au large de Madagascar pendant un an (fig. 3).

En conclusion, la distribution optimale des espèces est réalisée à une certaine échelle spatio-temporelle, certainement liée à la biologie des espèces et à la rapidité des interactions, ainsi qu'à l'hétérogénéité du milieu. Nous avons signalé dans ce qui précède l'importance de ces notions dans la compréhension d'un écosystème. On peut considérer que les allures des distributions rencontrées au niveau d'un échantillon unique résultent d'un mauvais échantillonnage des espèces, du point de vue de la biocénose complète. Mais elle traduit également des états transitoires et locaux, et des stratégies d'espèces individuelles (surdispersion; exclusion mutuelle) dont l'intégration, sur un domaine d'espace suffisant, réalise la stratégie de l'écosystème. Il serait un grand intérêt de suivre la déformation des diagrammes lorsqu'on augmente le domaine d'espace ou de temps concerné, et de comparer les situations obtenues dans différents cas de maturité du système et d'hétérogénéité du milieu : c'est l'objet de travaux en cours, qui permettront peut-être d'élargir la signification des « spectres de diversité » introduits par MARGALEF (1967).

Ajoutons que les diagrammes rang-fréquence permettent dans certains cas de déceler des mélanges de peuplements distincts. On obtient en effet des courbes dont l'allure ne rappelle aucun des types décrits le long d'une succession, par exemple des courbes comprenant plusieurs paliers. Si des espèces vicariantes sont réunies dans un échantillon, ou dans un ensemble arbitraire d'échantillons, leurs abondances voisines détermineront un palier, soit au début de la courbe, soit à un niveau intermédiaire. Des exemples en sont fournis par BINET et DESSIER (1972) à partir de l'échantillonnage d'une couche d'eau 0-200 m (alors que les échantillons prélevés à

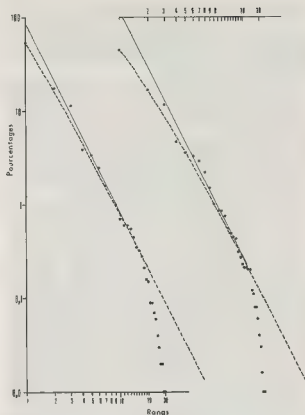


FIG. 3. — Diagrammes rangs-fréquences pour les Ptéropodes récoltés pendant un an en 5 stations au large de Nosy Be (Madagascar) : diagramme de gauche; et dans un sédiment au large de Nosy Be : diagramme de droite. Echelle log-log. Une partie rectiligne permet l'ajustement à une courbe de Mandelbrojt

$$p_n = P(n+B)^{-\gamma}$$

ou :

$$\log p_n = \log P - \gamma \log(n+B) \quad (\text{courbe en tireté})$$

où p_n est la fréquence de l'espèce de rang n . La courbe est asymptote à la droite

$$\log p_n = \log P - \gamma \log n \quad (\text{trait fin})$$

de pente $-\gamma$; B est estimé en faisant passer la courbe par le point représentatif de l'espèce la plus abondante, supposée la mieux échantillonnée. P est arbitraire à cause de l'échelle logarithmique.

On trouve $\gamma = 2,05$ dans les deux cas, $B = 0,646$ pour le diagramme de droite, $0,259$ pour celui de gauche.

un niveau unique donnent des distributions voisines de celle de Mandelbrojt, par FRONTIER (1969) en réunissant des récoltes diurnes et nocturnes, et par TRAVERS (1971) dans des conditions que l'auteur ne précise pas. Les extrémités droites des distributions

peuvent s'interpréter, comme le suggérait MAC ARTHUR (1955) comme provenant de communautés voisines, mal échantillonnées en l'occurrence : en les isolant, on peut retrouver des distributions de Mandelbrojt ou de Mac Arthur.

Ces restrictions étant admises, les diagrammes rang-fréquence semblent être d'une certaine valeur heuristique dans l'étude des biocoenoses et des susuccessions écologiques. Elles fournissent en effet une statistique plus précise que la simple diversité spécifique, et dans un cadre où l'on commence à entrevoir une interprétation fonctionnelle.

Une objection habituelle est qu'on ne traite que des taxocénoses (nul n'a jamais pu faire l'inventaire exhaustif d'un écosystème). Rien ne permet d'affirmer que les régularités trouvées reflètent celles de l'écosystème. Nous nous référons alors à une des caractéristiques des systèmes dissipatifs : leur divisibilité quasi-arbitraire en sous-systèmes dissipatifs, montrant les mêmes conditions statistiques de stabilité. Les taxocénoses semblent, en vertu d'une homogénéité écologique fréquente, correspondre à un clivage cohérent du point de vue du réseau d'interactions : il semble légitime de chercher à caractériser l'organisation d'un sous-système tel que l'ensemble des Chaetognathes, ou des Diatomées, ou des Poissons planctophages etc. En rassemblant deux niveaux trophiques on ne fait qu'augmenter le nombre d'interactions, et on cerne un nouveau sous-système ouvert.

Les régularités observées peuvent avoir des formes différentes suivant les groupes d'un même écosystème. Une raison en est que les échelles d'espace, comme nous l'avons montré, n'ont pas la même signification pour ces différents groupes. Une autre raison possible est que les différents groupes peuvent être adaptés à des stades différents de la succession. MARGALEF (1970) signale que la diversité des Diatomées du plancton marin ne reflète pas celle de l'écosystème, car elles en caractérisent les phases juvéniles, et sont diversifiées quand l'ensemble du peuplement l'est peu. On constate une fois de plus que diversité et hétérogénéité sont des éléments de la stratégie de l'écosystème. La déformation des diagrammes lorsqu'on rassemble des taxocénoses don-

nerait peut-être une clé pour l'analyse des interactions, mais un tel travail ne pourrait être le fait que d'une équipe de systématiciens nombreux, et il n'a jamais été entrepris.

Nous avons conscience d'avoir soulevé plus de questions que nous n'en avons résolu. La théorie générale des écosystèmes — qui, aux échelles temps-espace, en adjoindra une dans l'ordre des complexités — n'en est qu'à un stade embryonnaire.

Il est à peu près certain qu'un écosystème, à quelle échelle qu'on le considère, utilise son information pour maintenir sa stabilité ou toute autre qualité concurrentielle. Mais un bilan entropique ne saurait en rendre compte : une proportion seulement (malheureusement non calculable en l'état actuel) de cette information est sémantique au plan des interactions entre populations constituant l'écosystème; d'autre part, une gestion stricte de cette information est impliquée, dont la Thermodynamique ne saurait rendre compte. Il semble que les lois pertinentes à ce niveau s'identifient avec celles des systèmes hiérarchisés de grande taille : à ce titre, elles dépassent l'application que l'on peut en faire aux écosystèmes, et pourraient déboucher sur une « écologie généralisée » régissant des domaines aussi variés que la linguistique, la sociologie et l'économie politique. Une concertation entre ces différentes branches semble s'imposer.

BIBLIOGRAPHIE

- ANON., 1975. — Séminaire de mathématiques appliquées à l'océanographie biologie (Station Zoologique de Villefranche sur Mer, 20-30 mai 1975. Coopération France-Québec). *Doc. sci. Centre O.R.S.T.O.M., Pointe-Noire*, n. s., 41, multigr. 71 p
- BINET (D.) et DESSIER (A.), 1972. — Premières données sur les Copépodes pélagiques de la région congolaise. III) Diversité spécifique. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, 10 (3), 219-242.
- BOESCH (D.F.), 1974. — Diversity, stability and response to human disturbance in estuarine ecosystems. *Proc. 1st intern. Congr. Ecol.*, 109-114.
- BRILLOUIN (L.), 1959. — *La science et la théorie de l'information*. Masson, Paris, 302 pp.

- COHEN (J.E.), 1968. — Alternative derivations of species abundance relation. *Am. Nat.*, **102**, 165-172.
- DEVAUX (J.), 1976. — Intérêt de l'utilisation des diagrammes de Frontier pour la délimitation des stades des successions phytoplanctoniques. *C. R. Acad. Sci. Paris*, sér. D, **282** (16), 1499-1501.
- FISCHER (J.C.) et GIRARD (C.M.), 1975. — Etude et cartographie intégrées du milieu naturel pour la planification et l'aménagement du territoire. Première partie : rapport des groupes de travail « Analyse globale des écosystèmes » et « Etudes intégrées » (Association « Informatique et Biosphère »). Informatique et Biosphère, doc. multigr. : 5-28.
- FISCHER (R.A.), CORBETT (A.S.), WILLIAMS (C.B.), 1943. — The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *J. anim. Ecol.*, **12**, 42-58.
- FRONTIER (S.), 1969. — Méthodes d'analyse statistique applicables à l'écologie du plancton. *Doc. sci. Centre O.R.S.T.O.M. Nosy Be*, 7, multigr. 45 pp.
- FRONTIER (S.), 1973. — Etude statistique de la dispersion du zooplancton. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, **12** (3), 229-262.
- FRONTIER (S.), 1974. — Contribution à la connaissance d'un écosystème néritique tropical : étude descriptive et statistique du peuplement zooplanctonique de la région de Nosy Be (Madagascar). Thèse Univ. Aix-Marseille, multigr. 268 pp., et doc. O.R.S.T.O.M. hors collection.
- FRONTIER (S.), 1976. — Etude de la décroissance des valeurs propres dans une analyse en composantes principales : comparaison avec le modèle du « bâton brisé ». *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, **25** (1), 67-75.
- FRONTIER (S.), 1977. — Utilisation des diaphragmes rang-fréquence dans l'analyse des écosystèmes. *J. Rech. océanogr.*, **1** (3) : 35-48.
- FRONTIER (S.) et BOUR (W.), 1977. — Note sur une collection de Chaetognathes récoltée au-dessus du talus continental près de Nosy Be (Madagascar). *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, **14** (4) : 267-273.
- GARDNER (M.R.) et ASHBY (W.R.), 1970. — Connection of large dynamic (cybernetic) systems : critical values or stability. *Nature*, **288**, 784.
- GLANSDORFF (P.) et PRIGOGINE (I.), 1971. — *Structure, stabilité et fluctuations*. Masson, Paris, 288 pp.
- GOLLEY (F.B.), 1972. — The potassium cycle in a tropical moist forest. *Memorias de Simposio del I Congreso Latinoamericano y V Mexicano de Botanica*, 349-358.
- GOLLEY (F.B.), 1974. — Structural and functional properties as they influence ecosystem stability. *Proc. 1st. intern. Congr. Ecol.*, 97-102.
- GONZALEZ-BERNALDEZ (F.), 1970. — in : Corrélation, régression et interpolation dans l'étude du milieu et des rapports entre organismes et milieu. *Seminario de ecologia mathematica. Inv. Pesq.* **34** (1), 9-22.
- GOODMAN (D.), 1974. — The validity of the diversity-stability hypothesis. *Proc. 1st. intern. Congr. Ecol.*, 75-79.
- HUFFAKER (C.B.), 1958. — Experimental studies on predation : dispersion factors and predator-prey oscillations. *Hilgardia*, **27** (14), 343-382.
- HOLLING (C.S.) et EWING (S.), 1971. — Blind's man buff exploring the response space generated by realistic ecological simulation models. *Proc. intern. Sympos. stat. Ecol.*, Yale Univ. Press, 2207-2229.
- HOLLING (C.S.), 1973. — Resilience and stability of ecological systems. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **4**, 1-23.
- HURD (L.E.), MELLINGER (M.V.), WOLF (L.L.), MAC NAUGHTON (S.J.), 1971. — Stability and diversity at three trophic levels in terrestrial successional ecosystems. *Science*, **173**, 1134-1136.
- INAGAKI (H.), 1967. — Mis au point de la loi de Motomura et essai d'une écologie évolutive. *Vie Milieu*, sér. B, **18**, 153-166.
- JACOBS (J.), 1974. — Diversity, stability and maturity in ecosystems influenced by human activities. *Proc. 1st. intern. Congr. Ecol.*, 94-95.
- JEFFRIES (C.), 1974. — Qualitative stability and diagrams in model ecosystems. *Ecol.*, **55** (6), 1415-1419.
- JEFFRIES (C.), 1975. — Stability of ecosystems with complex food webs. *Theor. Pop. Biol.*, **7** (2), 149-155.
- JOHNSON (H.A.), 1970. — Information theory in biology after 18 years. *Science*, **168**, 1545-1550.
- LARSEN (P.F.), 1974. — Structural and functional responses of an oyster reef community to a natural and severe reduction in salinity. *Proc. 1st. intern. Congr. Ecol.*, 80-85.
- MAC ARTHUR (R.H.), 1955. — Fluctuations of animal populations, and a measure of stability. *Ecol.*, **36**, 533-536.
- MAC ARTHUR (R.H.), 1957. — On the relative abundance of bird species. *Proc. nat. Acad. Sci. Washington*, **43**, 293-295.
- MAC ARTHUR (R.H.), 1960. — On the relative abundance of species. *Am. Nat.*, **94**, 25-36.
- MANDELBROJT (B.), 1953. — Contribution à la théorie mathématique des communications. Thèse Univ. Paris. *Publ. Inst. Stat. Univ. Paris* **2** (1/2), 121 pp.

- MARGALEF (R.), 1957. — La teoría de la información en Ecología. *Mem. real. Acad. Ciencias Artes Barcelona*, 37, 373-449.
- MARGALEF (R.), 1961. — Communication of structure in planktonic populations. *Limn. Oceanogr.*, 6 (2), 124-128.
- MARGALEF (R.), 1967. — Some concepts relative to the organization of plankton. *Oceanogr. Mar. Biol.*, 5, 257-289.
- MARGALEF (R.), 1968. — *Perspectives in ecological theory*. Chicago series in Biology. Univ. Chicago Press, 111 pp.
- MARGALEF (R.), 1969. — Diversity and stability: a practical proposal. In: *Diversity and stability in ecological systems*. Brookhaven Symp. in Biol., 22, 25-37.
- MARGALEF (R.), 1970. — In: Réseaux. Seminario de ecología matemática. *Inv. Pesq.*, 34 (1), 73-82.
- MARGALEF (R.), 1973. — Some critical remarks on the usual approaches to ecological modelling. *Inv. Pesq.*, 37 (3), 621-640.
- MAY (Robert M.), 1971. — Stability in multiple species community models. *Math. Biosci.*, 12, 59-79.
- MAY (Robert M.), 1972. — Will a large complex system be stable? *Nature*, 238, 413-414.
- MAY (Robert M.), 1973 a. — Time delay versus stability in population models with 2 or 3 trophic levels. *Ecol.*, 54 (2), 315-325.
- MAY (Robert M.), 1973 b. — *Stability and complexity in model ecosystems*. Monogr. in Popul. Biol., n° 6. Princeton Univ. Press., 225 pp.
- MAY (Robert M.), 1974. — Stability in ecosystems: some comments. *Proc. 1st intern. Congr. Ecol.*, 67.
- MOROWITZ (H.J.), 1968. — *Energy flow in biology. Biological organization as a problem of thermal physics*. Acad. Press, 179 pp.
- MOTOMURA (I.), 1947. — «Further notes on the law of the population density in animal associations» (en japonais, résumé anglais). *Seiri Seitai*, 1, 55-60.
- ODUM (E.P.), 1969. — The strategy of ecosystem development. *Science*, 164, 262-270.
- ODUM (E.P.), 1971. — *Fundamentals of ecology*. 3d edition. Saunders, Philadelphia, 574 pp.
- ODUM (H.T.), CANTLON (J.E.), KORNICKER (L.S.), 1960. An organizational hierarchy postulate for the interpretation of species-individuals distributions, species entropy, ecosystem evolution and the meaning of a species variety index. *Ecol.*, 41, 395-399.
- ORIANS (G.H.), 1974. — Diversity, stability and maturity in natural ecosystems. *Proc. 1st intern. Congr. Ecol.*, 64-65.
- PAINE (R.T.), 1966. — Food web complexity and species diversity. *Am. Nat.*, 100 (910), 65-75.
- PETRUSZEWYCZ (M.), 1972. — Graphiques parétiens et distributions lexicales. In: *Séminaire de mathématiques et linguistique*, Univ. Paris, mai 1972. *Informatique et Sciences humaines*, 14, multigr. 20 pp.
- PIELOU (E.C.), 1969. — *An introduction to mathematical ecology*. Wiley Intersci., 285 pp.
- PRESTON (F.W.), 1948. — The commonness and rarity of species. *Ecol.*, 29, 254-283.
- PRESTON (F.W.), 1962. — The canonical distribution of commonness and rarity. *Ecol.*, 43, 185-215 et 410-432.
- PRIGOGINE (I.), 1968. — *Introduction à la thermodynamique des processus irréversibles*. Monogr. Dunod, Paris, 160 pp.
- PRIGOGINE (I.), 1972. — La thermodynamique de la vie. *La Recherche*, 24, 547-562.
- REICHEL (D.E.), O'NEILL (R.V.), SHUGART (H.H.), HARRIS (W.F.), 1974. — Principles of energy and material exchange in ecosystems. *Proc. 1st intern. Congr. Ecol.*, 11.
- SCHROEDINGER (E.), 1945. — *What is life?* Cambridge Univ. Press.
- SHANNON (C.E.), 1948. — A mathematical theory of communication. *Bell. Syst. Tech. J.*, 27, 379-423 et 623-656.
- SILJAK (D.D.), 1974. — Connective stability of complex ecosystems. *Nature*, 249, 280.
- SMITH (S.H.), 1968. — Species succession and fishery exploitation in the Great Lakes. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 25, 667-693.
- THEODORIDIS (G.C.) et STARK (L.), 1971. — On the biophysical relevance of information. *Math. Biosci.*, 11 (1/2), 31-45.
- TRAVERS (M.), 1971. — Diversité du microplancton du Golfe de Marseille en 1964. *Mar. Biol.*, 8 (4), 308-343.
- VIEIRA DA SILVA (J.), 1975. — Ecologie et développement. *Aménagement et Nature*, 37, 5-11.
- WAGNER (F.H.), 1974. — Models of the real world. *Ecol.*, 55 (6): 1429-1429.
- WILLIAMS (C.B.), 1964. — *Patterns in the balance of nature and related problems in quantitative ecology*. Acad. Press, 324 pp.
- WOODWELL (G.M.), 1970. — Effects of pollution on the structure and physiology of ecosystems. *Science*, 168, 429-433.

COMPARAISON D'UN ABRI MÉTÉOROLOGIQUE "TOUT-TERRAIN"⁽¹⁾ AVEC L'ABRI "MARINE"

par Henri SANDOZ

Laboratoire de Botanique, Faculté des Sciences et Techniques de Saint-Jérôme
rue Henri Poincaré, 13397 Marseille Cedex 4

RÉSUMÉ

L'auteur fait une étude comparative de températures recueillies, simultanément et dans la même station, les unes sous un abri météorologique « tout-terrain » d'un type nouveau, les autres sous un abri normalisé classi-

que. Il compare également les principales valeurs qui leurs sont dérivées. L'analyse des résultats permet d'apprécier dans quelle mesure toutes ces données sont comparables entre elles.

SUMMARY

A comparison between a conventional and a « tout-terrain » meteorological shelter

A comparative study is made of temperatures taken simultaneously in the same station, some under a new type of "tout-terrain" meteorological shelter, others under a classic normalized shelter. Comparisons are

also made between the main values derived from these temperatures. The analysis of the results obtained enables to determine to what extent these data can be compared.

ZUSAMMENFASSUNG

Der Verfasser führt hier ein Studium der Temperaturen die er gleichzeitig und an derselben Stelle, entweder unter einem klassischen oder neuem für alles Gelände

wetterkündlichen Obdach notiert hat. Er vergleicht namentlich die Hauptwerte die davon abstammen.

RIASSUNTO

L'autore presenta uno studio comparativo delle temperature rilevate in una stessa località e simultaneamente in un riparo meteorologico di terreno di un nuovo tipo e le altre sotto un riparo meteorologico normalizzato. L'autore tenta uno studio comparativo di queste misura

ed i dati principali che ne dipendono. L'analisi dei risultati permette di dare un'appréciatione su queste e indicare se è possibile di compararli in un modo utilizzabile

(1) Cet abri est celui décrit dans l'article intitulé: « Un abri météorologique pour l'enregistrement du microclimat au niveau 3, 209-214).

INTRODUCTION

Depuis 1971 (donc depuis cinq ans maintenant), j'utilise, pour mes études microclimatiques, un abri spécialement conçu pour l'enregistrement du microclimat au niveau des végétaux. Déjà en 1973, j'indiquais que les abris de ce type, expérimentés jusqu'alors, m'avaient donné entière satisfaction que ce soit pour les conditions mêmes d'enregistrement ou pour leur maniabilité et leur résistance. Je peux, aujourd'hui, confirmer cette opinion. En effet, j'ai depuis augmenté le nombre de mes stations écologiques et toutes, bien que pour la plupart situées dans des sites de haute montagne difficilement accessibles, m'ont permis de continuer à enregistrer dans d'excellentes conditions les principaux paramètres microclimatiques caractérisant les biotopes que j'étudie. Les capteurs étant bien protégés des intempéries et du rayonnement solaire direct notamment et se trouvant, en outre, dans un milieu bien ventilé permettant d'obtenir une bonne représentativité de l'air ambiant, les mesures recueillies simultanément sous ces abris sont comparables entre elles (2). Mais ces mesures sont-elles comparables à celles recueillies sous un abri normahsé classique ? C'est à cette question et plus spécialement en ce qui concerne les températures et les principale données qui leurs sont dérivées, que le travail présenté ici tente de répondre.

N'ayant pas eu la possibilité de disposer d'un abri Anglais, abri le plus utilisé dans le réseau de la Météorologie Nationale, c'est l'abri Marine en bois (également utilisé par la Météorologie Nationale) que j'ai pris comme référence. Un exemplaire de ce type d'abri m'a été aimablement prêté, à cette occasion, par Monsieur C. SAMIE, Directeur du Service Technique d'Etudes des Facteurs Climatiques de

l'Environnement du Centre de Recherches Agronomiques du Sud-Est — I.N.R.A. — Montfavet. D'après les études effectuées par ce Service, l'abri Marine se révèle être, en effet, celui qui, « de conception plus simple et d'un encombrement plus réduit que l'abri Anglais donc d'un prix d'achat moins élevé, offre les mêmes conditions de ventilation et d'isolement thermique que ce dernier ».

La comparaison a été effectuée, d'une part, sur le terrain et, d'autre part, en Jardin Botanique. Ainsi j'ai d'abord installé au cours de la période de végétation 1973, *in situ*, dans une station de Méléze des Alpes Maritimes à 2 110 m d'altitude (non sans difficulté, il est vrai !), l'abri « tout-terrain » fixé au ras du sol et l'abri Marine à 1,50m de hauteur. Malheureusement des ennuis d'appareils enregistreurs ne m'ont pas permis d'avoir suffisamment de données pour faire une comparaison sérieuse (néanmoins, j'ai pu constater que toutes les mesures recueillies présentent approximativement les mêmes tendances générales générales que celles obtenues au Jardin Botanique lors de l'expérience homologue). L'expérience s'est ensuite poursuivie, cette fois dans un endroit plus accessible, au Jardin Botanique que la Faculté des Sciences et Techniques de Saint-Jérôme, à Marseille. La comparaison s'est déroulée au cours d'un laps de temps s'étendant de l'Hiver au début de l'Été 1974, le matériel utilisé ayant dû être employé, par la suite, pour l'étude *in situ* de l'écologie fine des Conifères de haute montagne des Alpes Maritimes. Le cycle climatique annuel n'a donc pas été totalement accompli. Cependant, bien qu'une comparaison plus longue eût été souhaitable, la période d'étude choisie englobant des types de journées froides, tempérées et chaudes bien répartis, il m'a semblé intéressant de publier les résultats significatifs obtenus car ils permettent déjà de faire les corrections nécessaires pour pouvoir comparer, entre elles, des données recueillies sous cet abri « tout-terrain » et des données recueillies simultanément sous un abri météorologique classique.

Au Jardin Botanique, l'expérience a eu lieu sur sol plat et gazonné et s'est déroulée en deux phases. Au cours de l'une d'elle, les deux abris ont été placés côte à côte, les appareils de mesures se trouvant à

(2) Il est indispensable, pour que les capteurs soient efficacement protégés, de bien placer le thermomètre-hygromètre enregistreur. La position indiquée dans la publication décrivant l'abri est une position moyenne autour de laquelle l'appareil doit être situé afin que les planchettes de protection, calculées au plus juste pour permettre une manipulation facile de l'appareil, jouent pleinement leur rôle.



FIG. 1. — Abri Marine et abri « tout-terrain » placés côte à côte (appareils de mesures situés à 1,50 m du sol).



FIG. 2. — Abri Marine à sa hauteur normale et abri « tout-terrain » fixé au ras du sol (appareil de mesures situé à environ 40 cm du sol)

la même hauteur, à 1,50 m au-dessus du sol (fig. 1); au cours de l'autre phase, l'abri Marine a été laissé à sa hauteur normale alors que l'abri « tout-terrain » a été fixé au ras du sol, le capteur de la température étant dans ce cas situé à environ 40 cm du sol (fig. 2). Si cette dernière position peut paraître critiquable pour un climatologue classique, elle sera mieux comprise par les écologistes dont beaucoup sont amenés à connaître les conditions microclimatiques qui règnent au voisinage du sol. Il est vrai qu'une expérience sur sol gazonné ne peut pas être généralisée à toutes les surfaces du sol. On sait, en effet, que selon leur nature ces surfaces ont un albédo différent (3) et, de ce fait en particulier, tous les sols n'ont pas les mêmes aptitudes pour absorber puis céder à l'atmosphère proche une partie du rayonnement solaire global. Il m'a cependant paru utile de donner les résultats correspondants car, d'une part, l'éventualité d'un sol gazonné peut se rencontrer fréquemment et, d'autre part, il était intéressant de connaître dans quelle mesure et de quelle manière les écarts étaient modifiés par le seul fait de recueillir les données à des niveaux différents.

(3) Par exemple, l'albédo de la terre végétale est de 9 à 14 % alors que celui d'une prairie est de 18 à 36 % (in GESLIN, 1947).

L'étude comparative qui suit concerne les deux phases expérimentales réalisées au Jardin Botanique. Pour chacune d'elle, j'ai calculé les écarts des maximums, les écarts des minimums, les écarts des moyennes et les écarts des amplitudes diurnes (4). Des tableaux des fréquences des classes et leur traduction graphique en histogrammes résument l'ensemble des observations. Chacune des séries d'observations a, d'autre part, été caractérisée numériquement par quelques paramètres importants. Parmi ceux-ci, moyenne et classe modale qui sont les valeurs typiques définissant la tendance centrale de chaque distribution de fréquences, intervalle total de variation (ou étendue), variance et écart-type qui sont des indices de dispersion caractérisant la manière dont sont groupées les diverses valeurs individuelles autour de la valeur centrale, coefficient de Pearson, enfin, pour préciser la dissymétrie des différentes distributions. En outre, pour chaque moyenne des écarts étudiés, j'ai calculé son intervalle de confiance.

(4) Tous ces écarts sont exprimés en degrés Celsius (°C). En ce qui concerne les écarts des moyennes, il s'agit évidemment ici des moyennes quotidiennes, chacune d'elles ayant été obtenue en effectuant la demi-somme du maximum et du minimum de chaque jour.

I. — APPAREILS DE MESURES
SITUÉS A LA MÊME HAUTEUR :
1,50 M AU-DESSUS DU SOL

1. — ECARTS DES MAXIMUMS.

Les maximums sont très généralement supérieurs sous l'abri « tout-terrain » (près de 98 % des cas). Il peut y avoir cependant, mais très rarement, des cas d'égalité (environ 2 %). Par contre, les maximums n'ont jamais été inférieurs. Le tableau 1 ci-dessous indique comment se répartissent les différentes classes (N.B. — Bien qu'il n'y ait aucune donnée négative, mais pour des raisons de commodité et pour conserver des intervalles de classes égaux, la limite inférieure de la première classe est négative).

Tableau des fréquences des classes : voir tableau 1.

Histogramme des écarts des maximums : voir fig. 3.

Valeurs typiques

Moyenne $\bar{x} \approx 0,98^\circ\text{C}$.

Classe modale : $0,875^\circ\text{C} \dots 1,125^\circ\text{C}$; point médian : $1,00^\circ\text{C}$.

Notons que la moyenne coïncide presque exactement avec le point médian de la classe modale,

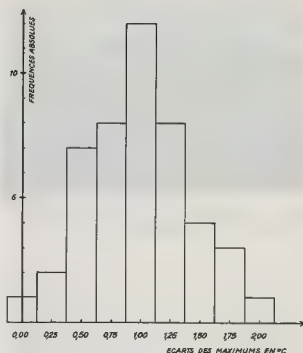


FIG. 3. — Histogramme des écarts des maximums.

importante propriété que l'on rencontre dans les distributions symétriques.

Indices de dispersion

Intervalle total de variation :

$$2,00 - 0,00 = 2,00^\circ\text{C}$$

TABLEAU 1

Classes (en $^\circ\text{C}$)	Points médians	Fréquences absolues
De 0,125 à moins de 0,125	0,00	1
De 0,125 à moins de 0,375	0,25	2
De 0,375 à moins de 0,625	0,50	7
De 0,625 à moins de 0,875	0,75	8
De 0,875 à moins de 1,125	1,00	12
De 1,125 à moins de 1,375	1,25	8
De 1,375 à moins de 1,625	1,50	4
De 1,625 à moins de 1,875	1,75	3
De 1,875 à moins de 2,125	2,00	1
Intervalle de classe = $0,25^\circ\text{C}$		n = 46

Variance : $v \neq 0,186$.

Ecart-type : $\sigma \neq 0,431$.

Mesure de la dissymétrie

Coefficient de Pearson :

($\bar{x}$ = moyenne, M_0 = mode et σ = écart-type).

$$S_1 = \frac{\bar{x} - M_0}{\sigma}$$

Ce coefficient est nul si la symétrie est parfaite et varie généralement de -1 à $+1$ dans les autres cas. Ici $S_1 \neq -0,046$.

Intervalle de confiance de la moyenne

L'erreur standard de la moyenne est égale :

$$Sm = \frac{\sigma}{\sqrt{n}} = \frac{0,431}{\sqrt{45}} \neq 0,06.$$

Avec un coefficient de sécurité de 95 %, les limites de l'intervalle de confiance de la moyenne sont :

$$\bar{x} \pm 2 Sm = 0,98 \pm 0,12 \text{ soit } 0,86^\circ\text{C et } 1,10^\circ\text{C}.$$

Avec un coefficient de sécurité de 99 %, ces limites sont :

$$\bar{x} \pm 2,6 Sm = 0,98 \pm 0,16 \text{ soit } 0,82^\circ\text{C et } 1,14^\circ\text{C}.$$

2. — ECARTS DES MINIMUMS.

Les minimums sont très généralement inférieurs sous l'abri « tout-terrain » (plus de 98 % des cas). Comme pour les maximums, il peut y avoir, mais très rarement, des cas d'égalité (moins de 2 %). Les

minimums, par contre, n'ont jamais été supérieurs sous l'abri « tout-terrain » par rapport à ceux recueillis sous l'abri Marine.

Tableau des fréquences des classes : voir tableau 2.

Histogramme des écarts des minimums : voir fig. 4.

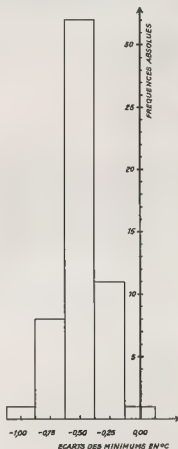


FIG. 4. — Histogramme des écarts des minimums.

TABLEAU 2

Classes (en °C)	Points médians	Fréquences absolues
De $-1,125$ à moins de $-0,875$	$-1,00$	1
De $-0,875$ à moins de $-0,625$	$-0,75$	8
De $-0,625$ à moins de $-0,375$	$-0,50$	32
De $-0,375$ à moins de $-0,125$	$-0,25$	11
De $-0,125$ à moins de $0,125$	$0,00$	1
Intervalle de classe = $0,25^\circ\text{C}$		$n = 53$

Valeurs typiques

Moyenne : $\bar{x} \# -0,49^\circ\text{C}$.

Classe modale : $-0,625^\circ\text{C} \dots -0,375^\circ\text{C}$; point médian : $-0,50^\circ\text{C}$.

Notons, ici encore, que la moyenne coïncide presque exactement avec le point médian de la classe modale.

Indices de dispersion

Intervalle total de variation : $0,00 - (-1,00) = 1,00^\circ\text{C}$.

Variance : $v \# 0,032$.

Ecart-type : $\sigma \# 0,178$.

Mesure de la dissymétrie

Coefficient de Pearson : $S_1 \# 0,056$.

Intervalle de confiance de la moyenne

L'erreur standard de la moyenne est égale à : $S_m \# 0,02$.

Avec un coefficient de sécurité de 95 %, les limites de l'intervalle de confiance sont :

$$\bar{x} \pm 2 S_m = -0,49 \pm 0,04$$

soit $-0,45^\circ\text{C}$ et $-0,53^\circ\text{C}$.

Avec un coefficient de sécurité de 99 %, ces limites sont :

$$\bar{x} \pm 2,6 S_m = -0,49 \pm 0,05$$

soit $-0,44^\circ\text{C}$ et $-0,54^\circ\text{C}$.

3. — ECARTS DES MOYENNES.

Les moyennes sont, le plus souvent, légèrement supérieures en utilisant les données recueillies sous l'abri « tout-terrain » (plus de 78 % des cas). Dans plus de 17 % des cas elles sont égales à celles obtenues à partir des données recueillies sous l'abri Marine. Enfin, il arrive quelquefois qu'elles soient inférieures (un peu plus de 4 % des cas).

Tableau des fréquences des classes : voir tableau 3.

Histogramme des écarts des moyennes : voir fig. 5.

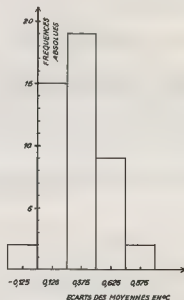


Fig. 5. — Histogramme des écarts des moyennes.

TABLEAU 3

Classes (en °C)	Points médians	Fréquences absolues
De - 0,25 à moins de 0,00	- 0,125	2
De 0,00 à moins de 0,25	0,125	15
De 0,25 à moins de 0,50	0,375	19
De 0,50 à moins de 0,75	0,625	9
De 0,75 à moins de 1,00	0,875	1
Intervalle de classe = $0,25^\circ\text{C}$		$n = 46$

Valeurs typiques

Moyenne : $\bar{x} \# 0,25$ °C.

Classe modale : 0,25 °C ... 0,50 °C; point médian : 0,375 °C.

Bien que ne coïncidant pas exactement avec le point médian de la classe modale, la moyenne se situe encore dans cette classe.

Indices de dispersion

Intervalle total de variation :

$$0,75 - (-0,25) = 1,00 \text{ °C.}$$

Variance : $v \# 0,0532$.

Ecart-type : $\sigma \# 0,231$.

Mesure de la dissymétrie

Coefficient de Pearson :

$$S_1 \# -0,541$$

Intervalle de confiance de la moyenne

L'erreur standard de la moyenne est égale à : $S_m \# 0,03$.

Avec un coefficient de sécurité de 95 %, les limites de l'intervalle de confiance sont :

$$\bar{x} \pm 2,6 S_m = 0,25 \pm 0,08$$

soit 0,19 °C et 0,31 °C.

Avec un coefficient de sécurité de 99 %, ces limites sont :

$$\bar{x} \pm 2,6 S_m = 0,25 \pm 0,08$$

soit 0,17 °C et 0,33 °C.

4. — ECARTS DES AMPLITUDES DIURNES.

Les amplitudes diurnes obtenues à partir des données recueillies sous l'abri « tout-terrain » sont toujours supérieures par rapport à celles obtenues avec les données de l'abri Marine.

Tableau des fréquences des classes : voir tableau 4.

Histogramme des écarts des amplitudes diurnes : voir fig. 6.

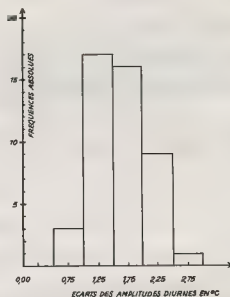


FIG. 6. — Histogramme des écarts des amplitudes diurnes. Appareils de mesures situés à des niveaux différents : abri Marine à sa hauteur normale (appareil à 1,50 m) et abri « tout-terrain » fixé au ras du sol (appareil à 40 cm).

TABLEAU 4

Classes (en °C)	Points médians	Fréquences absolues
De 0,50 à moins de 1,00	0,75	3
De 1,00 à moins de 1,50	1,25	17
De 1,50 à moins de 2,00	1,75	16
De 2,00 à moins de 2,50	2,25	9
De 2,50 à moins de 3,00	2,75	1
Intervalle de classe = 0,50° C		n = 46

Valeurs typiques

Moyenne : $\bar{x} \# 1,46$ °C.

Classe modale : 1,00 °C ... 1,50 °C; point médian : 1,25 °C.

La moyenne se situe, là encore, dans la classe modale.

Indices de dispersion

Intervalle total de variation :

$$2,75 - 0,50 = 2,25$$
 °C.

Variance : $v \# 0,237$.

Ecart-type : $\sigma \# 0,487$.

Mesure de la dissymétrie

Coefficient de Pearson : $S_1 \# 0,431$.

Intervalle de confiance de la moyenne

L'erreur standard de la moyenne est égale à : $Sm \# 0,07$.

Avec un coefficient de sécurité de 95 %, les limites de l'intervalle de confiance sont :

$$\bar{x} \pm 2 Sm = 1,46 \pm 0,14 \text{ soit } 1,32 \text{ °C et } 1,60 \text{ °C.}$$

Avec un coefficient de sécurité de 99 %, ces limites sont :

$$\bar{x} \pm 2,6 Sm = 1,46 \pm 0,18 \text{ soit } 1,28 \text{ °C et } 1,64 \text{ °C.}$$

II. — APPAREILS DE MESURES SITUÉS A DES NIVEAUX DIFFÉRENTS :

ABRI MARINE A SA HAUTEUR NORMALE

(appareil à 1,50 m)

ET ABRI « TOUT-TERRAIN » FIXÉ AU RAS DU SOL

(appareil à environ 40 cm)

1. — ECARTS DES MAXIMUMS.

Au cours de cette phase expérimentale les maximums se sont aussi révélés très généralement supérieurs sous l'abri « tout-terrain » (près de 89 % des cas : donc moins fréquemment, cependant, que dans la phase d'expérience précédente). En outre, il y a eu également environ 2 % de cas d'égalité. Mais, à la différence de la première phase expérimentale, dans à peu près 9 % des cas, les maximums enregistrés sous l'abri « tout-terrain » ont été inférieurs à ceux enregistrés sous l'abri Marine.

Tableau des fréquences des classes : voir tableau 5.

Histogramme des écarts des maximums : voir fig. 7.

Valeurs typiques

Moyenne : $\bar{x} \# 1,16$ °C.

Classe modale : 1,25 °C ... 1,75 °C; point médian : 1,50 °C.

La moyenne ne se situe pas dans la classe modale mais juste dans la classe précédente.

TABLEAU 5

Classes (en °C)	Points médians	Fréquences absolues
De - 0,75 à moins de - 0,25	- 0,50	2
De - 0,25 à moins de 0,25	0,00	3
De 0,25 à moins de 0,75	0,50	6
De 0,75 à moins de 1,25	1,00	7
De 1,25 à moins de 1,75	1,50	17
De 1,75 à moins de 2,25	2,00	7
De 2,25 à moins de 2,75	2,50	2
De 2,75 à moins de 3,25	3,00	1
Intervalle de classe = 0,50 °C		n = 45

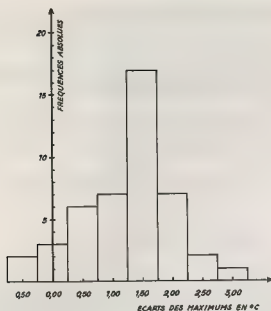


FIG. 7. — Histogramme des écarts des maximums.

Indices de dispersion

Intervalle total de variation :

$$3,00 - (-0,75) = 3,75 \text{ } ^\circ\text{C}.$$

Variance : $v \# 0,5827$.Ecart-type : $\sigma \# 0,763$.*Mesure de la dissymétrie*Coefficient de Pearson : $S_1 \# -0,446$.*Intervalle de confiance de la moyenne*

L'erreur standard de la moyenne est égale à :
 $Sm \# 0,12$.

Avec un coefficient de sécurité de 95 %, les limites de l'intervalle de confiance sont :

$$1,16 \pm 0,31 \text{ soit } 0,85 \text{ } ^\circ\text{C} \text{ et } 1,47 \text{ } ^\circ\text{C}.$$

Avec un coefficient de sécurité de 99 %, ces limites sont :

$$1,16 \pm 0,24 \text{ soit } 0,92 \text{ } ^\circ\text{C} \text{ et } 1,40 \text{ } ^\circ\text{C}.$$

2. — ECARTS DES MINIMUMS.

Comme dans la première phase expérimentale, les minimums sont très généralement inférieurs sous l'abri « tout-terrain » (plus de 98 % des cas). D'autre part, il peut se produire, très exceptionnellement, des cas d'égalité (moins de 2 % des cas).

Tableau des fréquences des classes : voir tableau 6.

Histogramme des écarts des minimums : voir fig. 8.

*Valeurs typiques*Moyenne : $\bar{x} \# -0,82 \text{ } ^\circ\text{C}$.

Classe modale : $-1,125 \text{ } ^\circ\text{C} \dots -0,875 \text{ } ^\circ\text{C}$; point médian : $-1,00 \text{ } ^\circ\text{C}$.

La moyenne n'est pas située dans la classe modale mais dans la classe la précédant immédiatement.

TABLEAU 6

Classes (en $^\circ\text{C}$)	Points médians	Fréquences absolues
De $-2,125$ à moins de $-1,875$	$-2,00$	1
De $-1,875$ à moins de $-1,625$	$-1,75$	2
De $-1,625$ à moins de $-1,375$	$-1,50$	2
De $-1,375$ à moins de $-1,125$	$-1,25$	4
De $-1,125$ à moins de $-0,875$	$-1,00$	14
De $-0,875$ à moins de $-0,625$	$-0,75$	12
De $-0,625$ à moins de $-0,375$	$-0,50$	9
De $-0,375$ à moins de $-0,125$	$-0,25$	7
De $-0,125$ à moins de $0,125$	$0,00$	1
Intervalle de classe = $0,25^\circ\text{C}$		$n = 52$

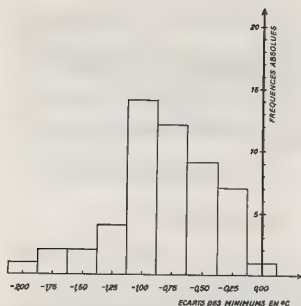


FIG. 8 — Histogramme des écarts des minimums.

Indices de dispersion

Intervalle total de variation :

$$0,00 - (-2,00) = 2,00 \text{ }^{\circ}\text{C}.$$

Variance : $v \# 0,176$.Ecart-type : $\sigma \# 0,420$.*Mesure de la dissymétrie*Coefficient de Pearson : $S_1 \# 0,429$.*Intervalle de confiance de la moyenne*

L'erreur standard de la moyenne est égale à :
 $Sm \# 0,06$.

Avec un coefficient de sécurité de 95 %, les limites de l'intervalle de confiance sont :

$$-0,82 \pm 0,12 \text{ soit } -0,70 \text{ }^{\circ}\text{C} \text{ et } -0,94 \text{ }^{\circ}\text{C}.$$

Avec un coefficient de sécurité de 99 %, ces limites sont :

$$-0,82 \pm 0,16 \text{ soit } -0,66 \text{ }^{\circ}\text{C} \text{ et } -0,98 \text{ }^{\circ}\text{C}.$$

3. — ECARTS DES MOYENNES.

Les moyennes obtenues avec les données recueillies sous l'abri « tout-terrain » sont soit supérieures (environ 59 % des cas), soit inférieures (environ 32 % des cas), soit égales (environ 9 % des cas) à celles obtenues avec les données recueillies sous l'abri Marine.

Tableau des fréquences des classes : voir tableau 7.

Histogramme des écarts des moyennes : voir fig. 9.

*Valeurs typiques*Moyenne : $\bar{x} \# 0,16 \text{ }^{\circ}\text{C}$.

Classé modale : $0,375 \text{ }^{\circ}\text{C} \dots 0,625 \text{ }^{\circ}\text{C}$; point médian : $0,500 \text{ }^{\circ}\text{C}$.

TABLEAU 7

Classes (en °C)	Points médians	Fréquences absolues
De -1,125 à moins de -0,875	-1,000	1
De -0,875 à moins de -0,625	-0,750	2
De -0,625 à moins de -0,375	-0,500	1
De -0,375 à moins de -0,125	-0,250	5
De -0,125 à moins de 0,125	0,000	9
De 0,125 à moins de 0,375	0,250	9
De 0,375 à moins de 0,625	0,500	10
De 0,625 à moins de 0,875	0,750	2
De 0,875 à moins de 1,125	1,000	4
De 1,125 à moins de 1,375	1,250	1
Intervalle de classe = $0,25^{\circ}\text{C}$		$n = 44$

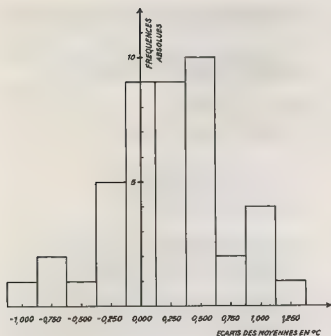


FIG. 9. — Histogramme des écarts des moyennes.

Ici encore, la moyenne n'est pas située dans la classe modale mais dans la classe précédente.

Indices de dispersion

Intervalle total de variation :

$$1,125 - (-1,125) = 2,250 \text{ } ^\circ\text{C}.$$

Variance : $v \approx 0,237$.

Ecart-type : $\sigma \approx 0,487$.

Mesure de la dissymétrie

Coefficient de Pearson : $S_1 \approx -0,698$.

Intervalle de confiance de la moyenne

L'erreur standard de la moyenne est égale à : $S_m \approx 0,07$.

Avec un coefficient de sécurité de 95 %, les limites de l'intervalle de confiance sont :

$$0,16 \pm 0,14 \text{ soit } 0,02 \text{ } ^\circ\text{C} \text{ et } 0,30 \text{ } ^\circ\text{C}.$$

Avec un coefficient de sécurité de 99 %, ces limites sont :

$$0,16 \pm 0,18 \text{ soit } -0,02 \text{ } ^\circ\text{C} \text{ et } 0,34 \text{ } ^\circ\text{C}.$$

4. — ECARTS DES AMPLITUDES DIURNES.

Les amplitudes diurnes calculées à partir des données recueillies sous l'abri « tout-terrain » sont très généralement supérieures à celles obtenues avec les données de l'abri Marine (presque 98 % des cas). Il arrive, cependant, qu'elles soient égales (un peu plus de 2 % des cas).

Tableau des fréquences des classes : voir tableau 8.

Histogramme des écarts des amplitudes diurnes : voir fig. 10.

Valeurs typiques

Moyenne : $\bar{x} \approx 1,98 \text{ } ^\circ\text{C}$.

TABLEAU 8

Classes (en $^{\circ}\text{C}$)	Points médians	Fréquences absolues
De 0,00 à moins de 0,50	0,25	2
De 0,50 à moins de 1,00	0,75	4
De 1,00 à moins de 1,50	1,25	4
De 1,50 à moins de 2,00	1,75	7
De 2,00 à moins de 2,50	2,25	11
De 2,50 à moins de 3,00	2,75	10
De 3,00 à moins de 3,50	3,25	5
De 3,50 à moins de 4,00	3,75	1
Intervalle de classe = $0,50 \text{ } ^\circ\text{C}$		$n = 44$

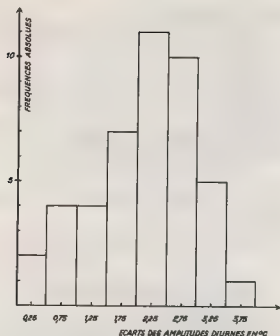


Fig. 10. — Histogramme des écarts des amplitudes diurnes.

Classe modale : 2,00 °C ... 2,50 °C; point médian : 2,25 °C.

La moyenne est encore située, ici, dans la classe précédant immédiatement la classe modale.

Indices de dispersion

Intervalle total de variation :

$$3,75 - 0,00 = 3,75 \text{ °C}$$

Variance : $v \neq 0,738$.

Ecart-type : $\sigma \neq 0,859$.

Mesure de la dissymétrie

Coefficient de Pearson $S_1 \neq -0,314$.

Intervalle de confiance de la moyenne

L'erreur standard de la moyenne est égale à : $S_m \neq 0,13$.

TABLEAU RÉCAPITULATIF DES DIFFÉRENTS ÉCARTS OBTENUS PAR RAPPORT A L'ABRI MARINE EN UTILISANT L'ABRI « TOUT-TERRAIN »

Ecart	Signe (constant ou le plus fréquent)	Moyenne (en °C)	Limites de l'intervalle de confiance de la moyenne (en °C)	
			avec un coefficient de sécurité de 95 %	avec un coefficient de sécurité de 99%
I. Appareils de mesures situés à la même hauteur : 1,50 m au-dessus du sol				
Maximums	+	0,98	0,86 et 1,10	0,82 et 1,14
Minimums	-	0,49	- 0,45 et - 0,53	- 0,44 et - 0,54
Moyennes	+	0,25	0,19 et 0,31	0,17 et 0,33
Amplitudes diurnes	+	1,46	1,32 et 1,60	1,28 et 1,64
II. Appareils de mesures situés à des niveaux différents : abri Marine à sa hauteur normale (appareil à 1,50 m) et abri "tout-terrain" fixé au ras du sol (appareil à environ 40 cm)				
Maximums	+	1,16	0,92 et 1,40	0,85 et 1,47
Minimums	-	0,82	- 0,70 et - 0,94	- 0,66 et - 0,98
Moyennes	+	0,16	0,02 et 0,30	- 0,02 et 0,34
Amplitudes diurnes	+	1,98	1,72 et 2,24	1,64 et 2,32

Avec un coefficient de sécurité de 95 %, les limites de l'intervalle de confiance sont :

$$1,98 \pm 0,26 \text{ soit } 1,72^{\circ}\text{C et } 2,24^{\circ}\text{C}.$$

Avec un coefficient de sécurité de 99 %, ces limites sont :

$$1,98 \pm 0,34 \text{ soit } 1,64^{\circ}\text{C et } 2,32^{\circ}\text{C}.$$

« tout-terrain » est fixé au ras du sol, l'influence non négligeable de celui-ci perturbe quelque peu les résultats relativement homogènes obtenus dans le premier cas. Ils sont encore, cependant, suffisamment significatifs pour permettre leur utilisation dans d'éventuelles comparaisons reproduisant ces conditions d'expérience.

CONCLUSION

L'étude précédente met clairement en évidence que les mesures des températures recueillies sous l'abri « tout-terrain », bien qu'étant moins rigoureuses que celles recueillies sous l'abri Marine, gardent, néanmoins, une signification climatique indéniable. Il en est de même des données dérivées de ces températures. Dans le cas où l'abri « tout-terrain » est utilisé dans les mêmes conditions que l'abri Marine, les résultats expérimentaux montrent qu'il est possible, après une correction appropriée, de comparer valablement toutes ces données avec celles obtenues grâce à un abri classique et notamment avec celles du réseau de la Météorologie Nationale. Si l'abri

BIBLIOGRAPHIE SOMMAIRE

- BACULAT (B.), 1974. — Comparaison d'abris météorologiques. S.T.E.F.C.E. Centre de Recherches Agonomiques du Sud-Est. I.N.R.A., Montfavet.
- GESLIN (H.), 1947. — La caractérisation des climats locaux. Comptes rendus de la conférence de pédologie méditerranéenne, Alger-Montpellier. Association française pour l'étude du sol, Paris, 37-84.
- GRISOLLET (H.), GUILMET (B.) et ARLÉRY (R.), 1962. — Climatologie, méthodes et pratiques. Gauthier-Villars et Cie, Paris.
- LAMOTTE (M.), 1971. — Initiation aux méthodes statistiques en Biologie. 2^e éd., Masson et Cie, Paris.
- SANDOZ (H.), 1973. — Un abri météorologique pour l'enregistrement du microclimat au niveau des végétaux. *Bull. Ecol.*, IV, 3, 209-214.
- VESSEREAU (A.), 1956. — La statistique. P.U.F., Paris.

RÉSUMÉS DE THÈSES

PAUL (Ph.). — Les pelouses xérophiles de la forêt de Fontainebleau : phytosociologie et écologie. Thèse de Doctorat d'État, Université de Paris-Sud Orsay, 24-06-77, 164 p. + annexe.

Les pelouses xérophiles sont un ensemble de communautés particulièrement propices à l'analyse de différents problèmes phytosociologiques et écologiques. Le massif forestier de Fontainebleau, par la fréquence des surfaces dégradées jusqu'au stade de pelouses et par la diversité des substrats qui portent celles-ci, offre des conditions favorables à une telle approche.

La composition floristique, établie par classement de relevés selon la conception «*sigmatiste*», classement contrôlé par l'analyse factorielle des correspondances. Six associations ont été ainsi reconnues : trois d'entre elles appartiennent à l'Ordre des *Festuco-Sedetalia*, ensemble de pelouses plus ou moins ouvertes sur sables siliceux ou très pauvres en calcaire, riches en annuelles, et les trois autres à l'Ordre des *Brometalia*, pelouses sur sables calcaires plus ou moins limoneux, plus fermées et pauvres en annuelles. Bien qu'elles aient chacune un cortège d'espèces caractéristiques (au moins locales), elles présentent une certaine hétérogénéité sous forme de mosaïque répétitive dont l'origine se trouve soit dans une dynamique cyclique interne du groupement, soit dans la présence d'espèces sociales différentes.

Si la topographie peut jouer un certain rôle en créant des conditions microclimatiques différentes, telles les zones de froid temporaires dans les dépressions, les caractères édaphiques sont déterminants dans la localisation des groupements : la granulométrie distingue nettement les 2 Ordres par son action sur le régime hydrique et la capacité d'échange cationique, et, à l'intérieur de chaque Ordre, les 3 associations se distinguent par la richesse en calcaire, le taux de saturation du complexe échangeable en ions Ca^{++} et le pH.

Un chapitre est consacré à l'utilisation de l'espace souterrain par les espèces des différents groupements et à leur phénologie, facteurs déterminants dans leur économie d'eau.

La seconde partie du mémoire est l'exposé de démarches analytiques expérimentales sur le déterminisme et la composition floristique des différentes associations. En premier lieu, les caractères calcicole ou calcifuge, acidiphile ou neutro-basiphile d'une quinzaine d'espèces ont été abordés par leur mise en culture en bacs sur des sols représentatifs des différentes associations. Si la mortalité est pratiquement nulle pour toutes les espèces sur l'ensemble des sols, la croissance est généralement la meilleure sur les sols où l'espèce existe dans les conditions naturelles, à l'exception de deux «*calcicoles*», *Arabis hirsuta* et *Veronica spicata*, qui trouvent leur optimum sur sable sans calcaire, mais non acide. Ainsi l'optimum autécologique ne coïncide pas toujours avec la répartition synécologique. L'introduction de germinations des mêmes espèces en conditions naturelles montre que leur élimination dans les pelouses d'où elles sont absentes naturellement est due à des causes immédiates autres que les facteurs chimiques, telles que la sécheresse ou la compétition interspécifique.

Cette étude autécologique de la calcicole-calciphobie a été complétée par l'analyse des cations majeurs accumulés dans les parties aériennes des espèces expérimentées, aussi bien quant à leurs populations naturelles *in situ* que dans les populations en culture. Dans un cas comme dans l'autre, la teneur absolue des plantes en cations ne dépend pas de celle du sol, mais il n'en est pas de même de la proportion entre cations bivalents $\text{Ca} + \text{Mg}$ et cations monovalents K qui est le plus élevée en faveur des premiers pour les espèces calcicoles, des seconds pour les calcifuges et intermédiaire pour les neutrophiles.

Parmi les facteurs biotiques qui interviennent dans la composition floristique des pelouses xérophiles, la compétition interspécifique et les actions phytotoxiques peuvent jouer un rôle important. Quelques cas présumés de compétition observés *in situ* ont été soumis à l'expérimentation par culture des espèces en mélange. Ont été ainsi confrontées une espèce annuelle et une pluri-annuelle : *Aira praecox* et *Corynephorus canescens* qui cohabitent sur le sol acide du Spergulo-Corynephoretum, *Bromus tectorum* et *Corynephorus* sur le sol neutre du Sileno-Koelerietum; le *Corynephorus* l'emporte sur

l'Aira, mais non sur le *Bromus*. Le mélange *Corynephorus-Koeleria cristata* conduit à l'élimination du premier, mais *Koeleria* est lui-même éliminé par le *Festuca duriuscula*. Ce dernier, face au *Brachypodium pinnatum*, le domine sur sol graveleux, mais est évincé sur sol sans graviers. Cette dynamique en conditions simplifiées confirme les observations en conditions naturelles.

La pauvreté relative des peuplements denses de *Thymus serpyllum* en annuelles a fait l'objet d'une hypothèse d'action allélopathique. Les expériences entreprises permettent de conforter cette hypothèse.

En conclusion, les biocénoses de pelouses xérophiles constituent des objets favorables à l'analyse des relations interspécifiques et des fluctuations de leurs équilibres.

LEROI (Bernard). — Importance des relations biocénologiques dans la dynamique des populations de la mouche du céleri, *Philophylla heraclei* L. (Diptère, Téphritidae), en Touraine. Thèse de Doctorat d'Etat, Université François Rabelais de Tours, 1976, 270 p., 65 tabl., 84 fig. (Jury : P.P. GRASSÉ, V. LABEYRIE, M. LAMOTTE, E. BILLIOTTI, R. MOREAU, J. HUIGNARD).

L'étude a surtout été orientée vers la compréhension des relations entre le phytophage et l'ensemble des végétaux qui interviennent dans son cycle à l'intérieur d'écosystèmes naturels, et surtout dans les agrosystèmes maraîchers avec culture intensive du céleri (*Apium graveolens* L.).

- 1) L'importance de ces relations en fonction du cycle de l'insecte et de la croissance des Omphalidifères-hôtes (seules plantes utilisables par les larves mineuses) a été mise en relief par quelques constatations préalables :
 - la mouche du céleri est bivoltine en France, les deux générations sont bien séparées;
 - le feuillage de céleri est quantitativement différent au printemps et en automne, bien qu'il y ait permanence du végétal;
 - le céleri (principale plante-hôte) est un peu attaqué par la première génération de printemps, beaucoup plus attaqué en automne par la seconde génération.
 - la répartition spatiale des galeries larvaires est hétérogène dans un champ : il y a un net « effet de bordure ».

a) Le rôle déterminant des Omphalidifères sauvages ou subspontanées (*Heracleum*, *Angelica*, *Pastinaca*...) dans le maintien et la dispersion des populations du ravageur a été mise en évidence. Elles jouent un rôle de réservoir vis-à-vis des cultures de céleri et permettent la coloni-

sation de champs nouveaux. En Touraine c'est essentiellement sur ces Omphalidifères sauvages que les femelles pondent au printemps. Par contre les mouches de la génération d'automne pondent presque exclusivement sur les céleris cultivés.

L'évolution quantitative du feuillage de céleri a été suivie grâce à une méthode précise de dénombrement, parallèlement à l'étude des caractéristiques physico-chimiques. Ceci a permis de constater que les femelles peuvent avoir un comportement de ponte semblable aux deux générations grâce à l'apparition régulière de feuilles jeunes pendant la première année de végétation de l'hôte. De même le développement larvaire peut s'effectuer dans des conditions comparables, exception faite de l'altération possible du parenchyme par une maladie cryptogamique, la *septoriose*, en automne.

Par contre les masses de feuillage disponibles pour chaque espèce-hôte varient considérablement d'une génération à l'autre, ce qui explique la répartition différente des pontes. En automne les énormes masses de feuillage disponible dans les champs de céleri attirent la majorité des femelles, contrairement à ce qui se passe au printemps lorsque les Omphalidifères sauvages présentent un feuillage bien plus développé que celui des jeunes plants de céleri cultivé (cette espèce étant devenue de fait annuelle dans les zones maraîchères).

b) Le rôle des autres végétaux de l'agrosystème est également apparu dans l'étude du comportement des adultes et dans l'analyse de la répartition spatio-temporelle des différents stades de *P. heraclei*.

Une méthode très précise de dénombrement des larves dans les feuilles a été mise au point. Son utilisation, parallèlement à celle du dénombrement des feuilles apparues et présentes, permet d'obtenir indirectement des données sur la répartition des pontes en fonction du végétal, mais aussi d'avoir des renseignements sur le comportement et la mortalité des larves.

Des expériences et des observations de comportement, dans les champs et en laboratoire, ont permis de compléter ces informations et d'étudier :

a) l'émergence des adultes, avec son rythme quotidien, mais surtout son rythme saisonnier qui conditionne la répartition temporelle des pontes aux deux générations.

b) les déplacements d'adultes liés à l'activité d'alimentation, de reproduction et de ponte : seules les femelles fréquentent les Omphalidifères, les mâles restant dans le feuillage de certains arbres que les deux sexes gagnent à l'émergence.

Les déplacements des femelles sont uniquement liés à la ponte sur les Omphalidifères-hôtes : ils conditionnent la répartition spatiale des pontes, expliquent l'effet de

bordure remarqué dans les champs, surtout au voisinage immédiat de certains arbres.

c) L'alimentation et l'activité sexuelle, qui ont lieu sur les feuilles des arbres. Ce sont surtout des miellats d'Homoptères qui servent de nourriture aux adultes. Les copulations ont lieu exclusivement dans ces arbres et sont caractéristiques d'une activité typiquement diurne. L'intérêt de la rencontre des sexes dans ces arbres apparaît en fonction du bivoltinisme et des modifications dans la valeur attractive des masses de feuillage des divers hôtes : ces arbres représentent les éléments stables de l'agrosystème d'une génération à l'autre.

2) L'étude quantitative des fluctuations des populations des différents stades de *P. heraclei* a été faite à la suite de dénombrements effectués sur deux terrains expérimentaux de céleri et ces fluctuations ont été analysées à l'aide des observations comportementales réalisées dans les agrosystèmes et d'expériences menées en laboratoire.

a) Le rôle de certains facteurs périodiques primaires, de l'alimentation, de la copulation, de la plante-hôte et du feuillage des arbres-abris sur la stimulation du potentiel reproducteur des femelles a été examiné en laboratoire.

On remarque l'importance de la lumière dans le déclenchement de l'activité sexuelle, la nécessité d'une alimentation sucrée pour la survie de l'adulte et l'accroissement du stock d'ovocytes mûrs par addition de substances azotées à cette alimentation.

La copulation, en dehors de son rôle dans la fertilisation, provoque une légère augmentation de la production ovarienne, sans doute par l'intermédiaire des substances formées dans les glandes annexes du mâle. Si les femelles vierges produisent des ovocytes et peuvent pondre, on note toutefois la rétention d'environ 50 % de leur production, même en présence d'un substrat de ponte convenable (la résorption n'intervenant que chez des individus âgés).

Le feuillage du céleri stimule fortement la production ovarienne, la ponte n'étant de toute façon possible qu'avec un substrat foliaire. Le contact avec la feuille est nécessaire pour que cette stimulation se produise, mais celle-ci ne provient pas d'un effet de feed-back lié à la ponte : la stimulation est aussi importante avec des siliques âgées dans lesquelles la ponte n'est mécaniquement pas possible. Ce qui est remarquable, c'est que l'augmentation de fécondité se retrouve, aussi forte, lorsque la femelle n'est mise que 4 heures par jour au contact des feuilles qui n'ont, par ailleurs, aucun rôle trophique pour les adultes.

L'influence combinée de ces différents facteurs stimulants, beaucoup plus intéressante d'un point de vue

écologique, montre qu'ils ont un effet synergique sur la production ovarienne.

Dans tous les cas on note une forte variabilité dans la réponse des femelles à l'influence de l'un ou l'autre de ces facteurs, de la même façon qu'il existe une certaine variabilité dans les réponses comportementales, ce qui souligne les possibilités évolutives de l'espèce dans ce domaine.

b) Les régressions de population consécutives à la mortalité aux différents stades de *P. heraclei* ont été étudiées à partir d'expériences de laboratoire et de terrain, de dénombrements directs et indirects dans les champs de céleri.

L'insertion des œufs directement dans le parenchyme foliaire et le développement des larves en mineuses intégrales entraînent certains avantages et inconvénients pour l'espèce et expliquent souvent l'importance relative des différents facteurs de mortalité.

Au stade œuf la mortalité naturelle est toujours voisine de 15 % de l'effectif des pontes. Les parasites et oophages n'interviennent pas. La perte est due essentiellement à l'action indirecte de la septoriose, aux agents microbiens et à la stérilité d'une partie des œufs émis.

Pour les larves, c'est surtout au stade L_1 que s'effectue la plus forte régression, la septoriose étant là encore une importante cause de mortalité en automne. Mais le parasitisme par Hyménoptères entomophages (*Halictoptera*, Braconides...) est aussi un facteur important de régression, quoique très variable en fonction des années et des terrains.

La possibilité pour les larves des 2^e et 3^e stades de changer de galerie lorsque la nourriture vient à manquer dans l'espace foliaire indivis où l'œuf a été émis (foliole trop petite, compétition intraspécifique, altération de la qualité du parenchyme par *Septoria*) apparaît comme un facteur important de maintien des populations de *P. heraclei*.

Alors que la mortalité pendant la descente des larves dans le sol est nulle ou très faible, la mortalité liée à l'enfouissement au stade pupa est la cause première des diminutions de population chez *P. heraclei*, que ce soit pendant l'hivernation ou pendant l'estivation. La prédation (insectes, mammifères) est négligeable; les agents pathogènes et décomposeurs présents dans le sol sont responsables de cette forte mortalité.

Enfin les possibilités d'émergence des adultes néonates varient avec la nature du sol et la profondeur d'enfouissement.

L'établissement de tables de vie pour les populations dénombrées sur céleri ne peut être envisagé valablement qu'en tenant compte de relevées effectuées paral-

lèment sur les Ombellifères sauvages de l'écosystème, compte tenu de leur importance au printemps dans le maintien de *P. heraclei* et compte tenu des déplacements « dispersifs » des adultes.

3) L'analyse du comportement (adultes et larves) et des fluctuations de populations montre que certaines adaptations sont des réponses à des conditions qui ont longtemps prévalu dans les écosystèmes « naturels » de type bocager au sens large, qui ont été (et sont encore, dans certaines régions) ceux de *P. heraclei*. Adaptations qu'ont eu à résoudre le phytophage et les Ombellifères-hôtes, et qui se sont probablement traduites par une coévolution du ravageur et de ses hôtes en fonction des pressions naturelles de sélection qui se sont opérées.

Il est certain que le choix par l'homme de quelques espèces, puis la sélection de certaines variétés et l'apparition des méthodes culturales intensives ont entraîné dans les zones maraîchères la simplification des écosystèmes naturels en agrosystèmes par ailleurs moins stables et ont perturbé les relations fondamentales entre les phytophages et leurs hôtes. Ceci est d'autant plus marqué lorsque plusieurs générations de l'insecte se succèdent dans une culture où le développement des végétaux est accéléré ou tronqué.

Pour *P. heraclei* la prédominance progressive du céleri dans les cultures s'est traduite de toute évidence par une modification dans la répartition des pontes et par des changements dans l'impact des différents facteurs de mortalité. Toutefois les pratiques culturales, relativement récentes d'un point de vue évolutif, n'ont pas encore entraîné de modifications des comportements acquis auparavant par le phytophage : l'espèce paraît de ce fait mal adaptée aux agrosystèmes, même si ceux-ci mettent à sa disposition une forte concentration de végétaux-hôtes.

Dans le cas précis de *P. heraclei* il y a peu de chances de voir la sélection s'opérer en direction d'une inféodation unique au céleri, car la culture intensive de cette espèce ne permet pas un bon déroulement du cycle bioltin. La présence des Ombellifères sauvages, en permettant à la première génération de se développer et à des foyers d'endémisme de se maintenir, maintient la variabilité des réponses du phytophage.

Il apparaît en général que la protection des agrosystèmes ne peut être limitée à leurs seules composantes mais doit s'étendre à des éléments appartenant à priori à des écosystèmes voisins, ce que seules des études complexes des relations entre ces divers éléments et de leur évolution dans le temps et dans l'espace peuvent mettre en évidence.

LASSERRE (Pierre). — Aspects de l'adaptation et des interactions compétitives en milieu lagunaire. Recherches écophysiologiques sur la méiofaune et les poissons mugilidés. Thèse de Doctorat ès-sciences Naturelles, soutenue le 16 février 1977 à l'Université de Bordeaux I. (Jury : A. HAGET, J. BOISSEAU, C. BOCQUET, E. SCHOFFENIELS, M. AMANIEU, L. LAUBIER).

Les orientations principales des recherches — mécanismes écophysiologiques de l'adaptation, interactions compétitives — s'organisent suivant trois axes.

1) Démonstration d'irradiations physiologiques propres à la méiofaune, petits métazoaires dont les adultes dépassent rarement le millimètre et dont l'importance reconnue sur le plan synécologique souligne la réussite évolutive.

2) Modalités d'adaptation écophysiologique chez des espèces immigrantes de téléostéens amphihalins et mise en évidence de déséquilibres homéostatiques (déficits osmotiques) chez des espèces exploitées (muges, bar, flét américain), soumises à un stress osmotique dont les effets à long terme sont rarement démontrés par une expérimentation purement physiologique.

3) Interactions compétitives. Comme je le rappelle dans le chapitre d'introduction (pp. 1-4), les recherches poursuivies parallèlement sur l'adaptation de la méiofaune et de poissons amphihalins auraient pu manquer d'homogénéité. Elles trouvent leur point de convergence dans une conception systématique de l'adaptation des espèces aux milieux estuariens, lagunaires. La démonstration d'interactions compétitives entre méiofaune et poissons mugilidés (caractérisées écophysiologiquement) dans les milieux lagunaires exploités (réservoirs à poissons de Certes, Bassin d'Arcachon) en constitue un exemple démonstratif.

PLAN SYNOPTIQUE DES RECHERCHES

A. Mécanismes écophysiologiques de l'adaptation en milieu lagunaire (irradiations physiologiques).

I. Méiofaune.

- 1) Compensations métaboliques à caractères adaptatifs : température, salinité, oxygénation.
- 2) Consommation d'oxygène en fonction de la taille, niveaux métaboliques.
- 3) Consommation d'oxygène et osmorégulation chez *Marionina achaeta* Lasserre.

- 4) Ecophysiologie et distribution de la meiofaune dans des estrans à résurgences mixohalines et dans des plages abritées et lagunes exploitées semi-fermées.
- 5) Reproduction, répartition géographique et spéciation chez les Oligochètes meiobenthiques.

II. Téléostéens amphihalins : *Chelon labrosus*, *Liza ramada*, *Dicentrarchus labrax*, *Paralichthys lethostigma*.

- 1) Régulation anisomotique extracellulaire.
- 2) Régulation isomotique intracellulaire.
- 3) Relations endocrines.

B. Interactions compétitives dans les milieux lagunaires.

- I. Impératifs homéostatiques chez les téléostéens amphihalins. Effets rapides et différés du stress osmotique.
 - II. Avantages compétitifs des communautés meiobenthiques.
 - III. Métabolisme dans les milieux lagunaires ouverts et semi-fermés.
- 1) Métabolisme *in situ* et déséquilibre énergétique d'origine meiobenthique.
 - 2) Compétition énergétique meiofaune — mugilidés.

RÉSULTATS PRINCIPAUX

La mise au point, longue et délicate, de microtechniques adaptées à l'étude de la meiofaune (microrespiromètre à ludion, notamment) et de méthodes de terrain (mesures *in situ* de la respiration etc.) m'a permis de mettre en évidence tout un ensemble de caractéristiques adaptatives. La diminution de taille et la conservation d'un intrinsèque nanisme chez les espèces meiobenthiques appartenant à des groupes phylogénétiquement évolués (annélides, copépodes harpacticoides, mystacocarides) s'est accompagnée d'irradiations physiologiques très élaborées (plateaux respiratoires ou compensations métaboliques) et dont on soupçonne à peine les tenants cellulaires. J'ai pu établir par une analyse écophysiologique précise, effectuée chez l'oligochète *Marionina achaeta* Lasserre, des corrélations entre rythmes respiratoires et adaptation osmotique.

Les recherches menées parallèlement sur des poissons amphihalins avaient pour but d'analyser, par une approche écophysiologique, des aspects du comportement migratoire en relation étroite avec l'osmorégulation. Ces recherches ont porté essentiellement sur les capacités osmorégulatrices comparées de mugilidés (*Chelon labrosus*, *Liza ramada*), du bar (*Dicentrarchus labrax*) et du flét américain (*Paralichthys lethostigma*), faisant in-

tervenir des mécanismes régulateurs périphériques (ions, ATPases activées par Na^+ et K^+) et intracellulaires (modifications des pools d'acides aminés libres dans les tissus). Il est démontré que même en l'absence de mortalité les effets d'un choc osmotique, normalement compensés, pourront avoir des prolongements différés dont certaines conséquences (retard de croissance, stérilité, infection) sont souvent mésestimées dans les systèmes lagunaires exploités.

Le confinement des lagunes favorise la succession rapide des espèces opportunistes de la meiofaune, celles-ci utilisent comme nourriture la matière organique oxydée, les bactéries et la microflore. Au printemps et au début de l'été (mai - juillet), les activités respiratoires des populations bactériennes et de la meiofaune sont accrues dans une telle proportion (75 à 85 % de la consommation d'oxygène totale, dont plus de 50 % par la meiofaune en juillet, août), que l'oxygène disponible est rapidement épuisé. J'ai démontré que pendant les périodes de forte eutrophisation, les populations opportunistes de meiofaune, quantitativement prédominantes, pouvaient être la source principale d'un déséquilibre énergétique dans l'écosystème tout entier.

J'expose dans un texte de synthèse intitulé « Interactions compétitives dans les milieux lagunaires » (pp. 8-43) une notion originale de *Valence écophysiologique* que je relie aux notions d'interactions compétitives, tributaires elles-mêmes du degré d'hétérogénéité spatio-temporelle. La notion de valence écophysiologique a le mérite de ne pas enfermer l'organisme, l'espèce, la population dans une alternative « r » ou « K » (opportuniste-équilibrée) et d'introduire, au contraire, l'idée d'un continuum physiologique, variable dans l'espace et dans le temps. Une telle approche, outre son intérêt fondamental est indispensable pour poser convenablement le problème complexe de la maîtrise de la production biologique dans les écosystèmes eutrophes.

Dans un milieu lagunaire aménagé les populations immigrantes constituent la majorité des espèces exploitables, proches le plus souvent d'une « stratégie » de type « K », ces espèces favorisent le maintien d'une *hétérogénéité spatiale*, salutaire pour le milieu (accroissement de la complexité trophique et de la diversité), mais leurs aptitudes à croître et à se reproduire dans ces biotopes sont limitées par les effets rapides ou différés du stress. Les « opportunistes » (« stratégies r »), dont le meilleur exemple est sans conteste la meiofaune, ont une forte valence écophysiologique. Ils pourront coloniser le milieu et proliférer grâce à leur très fort taux de reproduction et leur croissance malthusienne, et entretenir ainsi une *hétérogénéité temporelle*. Leur taille réduite leur permet d'échapper au contrôle des prédateurs détritivores.

Les exploitations traditionnelles de lagunes et réservoirs ou étangs mixohalins tendent à favoriser l'hétérogénéité temporelle, génératrice de déséquilibre. Une connaissance écophysiologique systématique de toutes les communautés responsables des deux types d'hétérogénéité devrait permettre d'une part, de mieux définir l'importance relative des valences écophysiologiques des espèces dominantes, d'autre part, de permettre la réalisation d'exploitations aquicoles équilibrées tenant compte

de deux tendances naturelles, plus complémentaires que contradictoires. L'introduction, dans les écosystèmes lagunaires exploités, de petite macrofaune et de stades juvéniles (alevins de poissons, larves de crustacés et de mollusques) sélectionnés suivant des critères écophysiologiques (valence écophysiologique) et génétiques devrait améliorer la complexité trophique du milieu, donc augmenter sa diversité spécifique et favoriser ainsi les grands prédateurs.

Le deuxième Congrès international d'Ecologie se tiendra à Jérusalem du 10 au 16 septembre 1978.

Les membres de la Société d'Ecologie qui désirent s'y rendre peuvent s'adresser au Professeur Lamotte, Laboratoire de Zoologie de l'Ecole Normale Supérieure, 46 rue d'Ulm 75005 Paris, qui est chargé d'organiser la délégation française.

ANALYSES D'OUVRAGES

Soil components. Organic components. Ouvrage collectif édité par John E. Gieseking. Editions Springer-Verlag, New York. 1975, 534 p., 185 fig., 80 tabl.

L'éditeur, professeur de chimie du sol à l'Université de l'Illinois s'est assuré pour cet ouvrage de la collaboration de douze auteurs, huit d'entre eux sont européens, deux américains, un australien, un russe. Ce premier volume de huit chapitres propose une synthèse des connaissances actuelles sur la matière organique des sols; il doit être suivi d'un second volume sur les constituants de la matière minérale.

L'ouvrage peut être succinctement présenté de la manière suivante: les substances organiques d'origine végétale et animale retournent au sol par l'intermédiaire de cycles biochimiques variés qui transforment les résidus biologiques en polymères hautement bénéfiques pour le sol. L'énorme quantité de lignine et de cellulose qui tombe sur les sols s'y incorpore progressivement. Elle est, en grande partie, transformée en produits moins volumineux ou gazeux. Les composés azotés, phosphorés, soufrés, les graisses, les cires, les résines sont incorporés au sol en moins grandes quantités que la lignine et la cellulose mais, en influence les propriétés et l'usage. Enfin toute une série de réactions biochimiques, dites aux macro et microorganismes et à tout un système enzymatique, agit sur les résidus végétaux et animaux et donne naissance à des polymères plus stables.

Chapitre 1. *Chemical composition and Physical properties of humic substances* par W. FLAIG, H. BEUTELSPACHER et E. RIETZ (Institut für Biochemie des Bodens der Forschungsanstalt für Landwirts haft, Braunschweig) 212 p., 114 fig., 29 tabl., 750 réf. biblio., environ. Les deux premiers auteurs de ce chapitre publient régulièrement depuis plus de vingt cinq ans leurs résultats sur les substances humiques. Ils ont là l'occasion de nous offrir une synthèse intéressante sur leurs travaux et de les intégrer dans un historique très complet de la question.

● La première partie traite de la composition chimique des substances humiques: l'humidification des végétaux, la lignine: matériel initial, la synthèse micro-

bienne des phénols, l'isolation des substances humiques, leur fractionnement par chromatographie et électrophorèse. Les auteurs proposent, ensuite, des hypothèses sur la formation des substances foncées de l'humus à partir des composés phénoliques. Ils les illustrent par plusieurs pages de formules chimiques développées des réactions de polymérisation où interviennent des enzymes. Les modèles d'acides humiques synthétiques obtenus par de nombreux chercheurs de 1921 à 1964 sont rappelés. L'importance de la participation des composés azotés et la possibilité de l'intervention des hydrates de carbone dans la formation des substances humiques sont ensuite exposées en guise de conclusion sur la composition chimique

● La deuxième partie traite des propriétés physiques des acides humiques. L'absorption par l'ultraviolet et les lumières visibles aboutit à une classification des substances humiques au moyen de méthodes optiques. Les acides humiques sont aussi caractérisés par leur absorption de l'infrarouge, par des méthodes thermodynamiques, par leur potentiel d'oxyde réduction, leurs propriétés polarographiques, la diffraction aux rayons X, leur comportement vis-à-vis des cations (échange d'ions, coagulation, formation de complexe avec les ions métalliques). Pour terminer leur forme, leur taille et le poids moléculaire des acides humiques et de leurs diverses fractions sont mis en évidence par la dialyse et l'ultra-centrifugation, par la microscopie électronique, l'angle de déviation du rayonnement x, la viscosimétrie, par leur vitesse de sédimentation et de diffusion. Malgré les nombreux résultats obtenus, les auteurs concluent en la difficulté de caractériser les substances humiques par des méthodes physiques et chimiques car ces substances sont des mélanges qui proviennent de matériaux différents, originaux ou formés pendant l'humidification. Les connaissances de bases, obtenues jusqu'à présent, soit à partir de la matière organique du sol ou soit à partir de modèles, sont résumées par un tableau récapitulatif sur tous les mécanismes et toutes les formules de substances humiques.

Chapitre 2. *Saccharides* par D.J. GREENLAND et J.M. OADES (Dt of Soil Science, The University, Reading and Dt of Agricultural Biochemistry and Soil

Science University of Adelaïde), 50 p., 11 tabl., 200 réf. biblio. La majorité des deux cents polysaccharides connus actuellement passe dans le sol à un certain moment de leur évolution. Ils n'y restent pas indéfiniment car ils sont, en effet, attaqués par la flore et la faune qui contribuent à leur transformation en d'autres saccharides. Leur nature chimique dans le sol peut être, en conséquence, en partie déduite de leurs propriétés. Ce chapitre traite donc successivement de la description des principaux saccharides, des facteurs qui influencent leur décomposition dans le sol, leur extraction du sol et leur influence sur ces propriétés. Sur ce dernier point les auteurs ignorent complètement certains travaux français de pédologie expérimentale : l'influence du glucose sur le phénomène de glyeification des sols (BETRÉMEUX, 1951) et celle du saccharose sur leur stabilité structurale (MONNIER, 1965). Par ailleurs, les travaux de DELHAY et d'AMINOT (1975) sur les glucides des sols souterrains sont trop récents pour avoir été connus des auteurs.

Chapitre 3. *Nitrogenous substances* par J.W. PARSONS et J. TINSLEY (Dt of Soil Science, University of Aberdeen), 38 p., 3 fig., 200 réf. biblio. Sont traités les sujets suivants : l'origine et la distribution des composés azotés, les acides aminés libres, leur extraction, la stabilisation des sols, leur absorption sur les minéraux (complexe argile-protéine) ou leurs réactions avec les composés organiques (complexe lignine-protéines, protéines-tanins, composés hydroxyaromatiques microbiens...). Les travaux français, sur les acides aminés de JACQUIN, CARLES et DECAU, sont bien cités, ceux de JEANSON (1964) sur les acides aminés des turricules de vers de terre dosés par les méthodes de Decau, sont omis.

Chapitre 4. *Other organic phosphorus compounds* par G. ANDERSON (The Macaulay Institute for Soil Research, Aberdeen), 32 p., 3 tabl., 125 réf. biblio. environ. La moitié des phosphates organiques n'est pas encore identifiée mais actuellement, par contre, les facteurs qui influencent leur transformation dans le sol sont mieux cernés. Les trois principaux groupes présents dans les cellules des plantes, des animaux et des microorganismes sont : l'inositol constituant des végétaux et surtout des graines, les acides nucléiques, les phospholipides. Beaucoup de lipides forment des complexes avec les protéines et les hydrates de carbone dans les tissus des plantes et des animaux et se retrouvent dans les sols. Ce chapitre traite des méthodes d'extraction, les facteurs agissant sur l'accumulation et la décomposition des phosphates organiques, et de leur utilisation par les plantes. L'utilisation des fertilisants bactériens comme *Bacillus megatherium* var. *phosphaticum* pulvérisé sur les graines, capable d'hydrolyser des phosphates organiques du sol, et d'accroître

ainsi les rendements, est mise en doute. Cette pratique agricole courante en Union soviétique n'a pas donné lieu, selon l'auteur, à un assez grand nombre d'expériences contrôlées dans des conditions variées.

Chapitre 5. *Sulfur in Soil organic Substances* par G. ANDERSON, 8 p., 2 tabl., 50 réf. biblio. La nature du soufre organique, son estimation et sa transformation dans le sol sont successivement traitées. L'auteur ignore complètement les travaux français effectués depuis une vingtaine d'années par l'Institut National de la Recherche Agronomique, entre autres par TROCMÉ, CONCARÉ, DABIN, DECAU, HÉBERT, MARTIN, PEDRO, RICHARD, SIMON-SYLVESTRE... Ces résultats ont été publiés à l'occasion du Symposium international sur le soufre en agriculture, Paris 1972. Ils sont regroupés dans un numéro hors-série des annales agronomiques sous les rubriques suivantes : pertes en soufre du sol, réserves, apports, conditions d'apparition des carences. De plus, les résultats sur les teneurs en soufre des sols d'Europe ont été traités au symposium sur les engrais soufrés, et publiés par le Sulfur Institut de Londres. Par ailleurs, le rôle des microorganismes dans le cycle du soufre a fait l'objet d'un colloque, à Wageningen en 1974, et les communications publiées dans Plant and soil l'année suivante. Dans ces comptes-rendus figure une possibilité d'intervention de la faune du sol dans le cycle du soufre (JEANSON, 1975).

Chapitre 6. *Fats, Waxes and Resins in Soils* par O.C. BRADS (Geological Survey, Mineola, N.Y.) and R.H. MILLER (Agronomy Department the Ohio State University, Columbus) 26 p., 2 tabl., 130 réf. biblio. Ces substances sont parmi les moins étudiées de la matière organique des sols. Ceci est dû probablement à leur faible pourcentage : 1 à 5 % de la matière organique totale du sol minéral. La possibilité de commercialiser la cire de tourbière comme substitut à la cire, obtenue à partir de la lignite est à l'origine du développement récent de ces recherches. D'autres recherches furent également conduites par les chimistes du charbon et du pétrole intéressés par la tourbe, précurseur du charbon et du pétrole. Ce chapitre traite de l'extraction des lipides du sol par l'éther et l'alcool, l'auteur signale les difficultés de dissoudre les lipides combinés aux protéines et aux hydrates de carbone comme, les lipoprotéines et les glycoprotéines. Suit un index des composants identifiés de la fraction lipide des sols organiques et minéraux; index de 7 pages qui donnent les formules développées des principaux corps. Sont ensuite exposés : le problème de l'origine et de la décomposition des lipides dans le sol, leur influence sur les propriétés physiques (stabilité structurale et dessiccation), la croissance des végétaux ralentie par une forte concentration de lipides.

Chapitre 7. *Micromorphology of Soil organic matter* par U. BABEL (Biopedologie) Universität Hohenheim, Stuttgart), 106 p., 4 tabl., 53 photos dont 18 en couleurs, 350 réf. biblio. L'auteur botaniste d'origine est un disciple de Kubien le fondateur de la micromorphologie du sol et s'occupe d'identification et de matière organique du sol depuis environ quinze ans. Dans le milieu naturel, les humus sont des formations qui se développent dans les couches superficielles des sols. Leur morphologie examinée à l'œil nu a permis de définir des types d'humus dont les trois principaux sont le Mull, le Moder, le Mor. Cette variété de types morphologiques existe aussi à l'échelle du microscope optique. Un humus homogène à l'œil nu est en réalité composé d'un grand nombre de constituants qui diffèrent par la forme, la taille, la couleur. Ces constituants se retrouvent dans les divers types d'humus mais sont architecturés dans chaque cas d'une manière caractéristique. La classification des constituants organiques à l'échelle microscopique est basée sur l'identification botanique des tissus et des cellules. Actuellement, il n'est pas possible d'établir, d'une manière stricte, les corrélations entre les catégories d'humus, extraites et fractionnées par des méthodes chimiques, et les types micromorphologiques.

Les applications de la micromorphologie de l'humus concernent surtout les constituants solides des horizons organiques des sols. Les déplacements en solution, sous forme gazeuse ou l'absorption des ions par des substances organiques ne sont pas directement visibles au microscope, mais des relations micromorphologiques peuvent tout de même être mises en évidence. Une analyse micromorphologique préliminaire pourrait être faite à l'occasion d'études sur les hydrates de carbone du sol, sur la consommation des résidus végétaux par la faune du sol, sur les microorganismes des litières. De telles analyses ont déjà donné un complément d'information notable à des essais d'amélioration de sols forestiers et agricoles, et même à des études de Paléopedologie et d'Archéologie. Quelques problèmes de Pédozoologie (JEANSON, 1964, 1971) et d'Ecologie du sol (Anderson et Healey 1970) ont déjà été traités par la méthode micromorphologique mais, dans ces deux disciplines l'essentiel reste à explorer...

Babel traite successivement 1) des constituants organiques des horizons pédologiques à humus : les résidus visibles d'animaux et de végétaux, et la substance organique fine non structurée 2) des arrangements de ces constituants dans les horizons à humus 3) de la micromorphologie des plus importantes formations naturelles (tourbes, anmoor, mor, mull, tangel) 4) des méthodes de prélèvements et de préparation des échantillons et des techniques microscopiques qualitatives et quantitatives.

En résumé, c'est une synthèse complète et très bien illustrée de l'état actuel de nos connaissances micromorphologiques sur la matière organique du sol. Une occasion, peut-être, pour sensibiliser quelques lecteurs à la micromorphologie du sol « nouvelle » méthode, de près de trente ans d'âge, mais, qui reste assez peu connue en France, bien qu'elle y soit pratiquée depuis quinze ans, dont huit ans au laboratoire d'Ecologie du Museum à Brunoy, surtout depuis que la microscopie électronique y apporte un complément d'investigation notable (JEANSON, 1972, 1974 b).

Chapitre 8. *Humus of virgin and cultivated soils* par M.M. KONONOVA (Dokuchaev Soil Institute, Moscow) 52 p., 15 fig., 30 tabl., 75 réf. biblio. Dans la pratique agricole et ceci depuis des siècles, l'importance de la matière organique dans la formation du sol et sa fertilité ne fait plus aucun doute. De nombreux chercheurs ont porté un grand intérêt de cette matière organique dans des études sur la fertilisation, cependant beaucoup de questions concernant sa nature et ses propriétés restent encore obscures, car le problème est complexe et nécessite une approche multidisciplinaire. L'auteur traite des conditions naturelles de formation des humus : rôle du couvert végétal, des microorganismes, des conditions hydrothermales et des propriétés physico chimiques du sol, puis, de leurs caractéristiques : C/N, composition élémentaire, densité optique, ... Cet article se termine par la description des principaux types d'humus : des toundras, des podzols, des sols gris forestiers, des chernozems, des sols bruns emidesertiques, des sols latéritiques, des sols noirs tropicaux, des sols volcaniques et des sols bruns. Ces descriptions mettent essentiellement en évidence les conditions climatiques de la formation des humus et de leur teneur en carbone, en azote, en acides humiques et en acides fulviques. La méthode de fractionnement par densité de la matière organique du sol mise au point par TURC (1949), puis améliorée par JEANSON (1960), puis par MONNIER, TURC et JEANSON (1962) à l'Institut National de la Recherche Agronomique est totalement ignorée. Elle consiste à séparer la matière organique à structure végétale visible de celle très humifiée, sans structure et liée à l'argile préalablement aux dosages de carbone et d'azote. Ces deux catégories de matière organiques confèrent pourtant aux sols des potentiels de fertilité totalement différents selon les proportions de chacune d'elles. De plus, ces deux catégories de matières organiques coïncident avec celles distinguées par BABEL (chapitre 7) par l'analyse micromorphologique au microscope polarisant : les débris végétaux à structure cellulaire et la substance organique fine du sol minéral.

Conclusion. Cet ouvrage est abondamment documenté, bien structuré, les auteurs des chapitres ont tous dix,

vingt ans ou plus d'expérience dans le domaine dont ils parlent. C'est donc une bonne synthèse de nos connaissances actuelles sur la matière organique du sol. Il peut intéresser tous les écologistes et plus particulièrement les écologistes du sol, les pédologues, les agronomes et les forestiers.

C. JEANSON.

Références bibliographiques complémentaires

- BETREMIEUX (R.), 1951. — Etude expérimentale de l'évolution du fer et du manganèse dans les sols. *Ann. Agr.*, 3, 193-295.
- DELHAY (B.) et AMINOT (A.), 1975. — Données sur la nature chimique de la matière organique présente dans les sédiments souterrains. *Ann. Spéologie*, 30, 3, 495-512.
- JEANSON (C.), 1960. — Fractionnement par densité de la matière organique des sols. *Ann. Agr.*, 11, 4, 481-497.
- JEANSON (C.), 1964. — Biochemical activity of the Lumbricids: contribution to the experimental researches on the formation of soil aminoacids. *VIIth Int. Cong. Soil Science, Bucarest*, III, 60-70.
- JEANSON (C.), 1972. — Le sol au microscope. *Science Progrès, Découverte*, 3444, 28-33.
- JEANSON (C.), 1972. — Le sol vu à la microsonde électronique. *Science Progrès, Découverte*, 3445, 20-21.
- JEANSON (C.), 1974 a. — Décomposition expérimentale de la paille de blé dans un sol de limon. Etude à la microsonde et au microscope à balayage. In *Biodégradation-Humidification*, Ed. Pieron, Sarreguemines, 184-194.
- JEANSON (C.), 1975. — Présence de soufre dans des agrégats construits par des Forficules. Microstructure et composition élémentaire. *Plant and Soil*, 43, 219-228.
- MONNIER (G.), TURC (L.), JEANSON (C.), 1962. — Une méthode de fractionnement densimétrique par centrifugation des matières organiques du sol. *Ann. Agr.*, 13, 1, 55-63.
- MONNIER (G.), 1965. — Action des matières organiques sur la stabilité structurale des sols. Thèse Paris 120 p.
- TURC (L.), 1949. — Sur la matière organique du sol fractionnée par densité. *C. R. Ac. Sc.*, 229, 427-428.

RÉUNIONS INTERNATIONALES SUR LE SOUFRE DU SOL.

1. Symposium international sur le soufre en agriculture, Paris 1972. *Annales agronomiques*. Numéro hors série 1973.
2. Colloque international sur le cycle du soufre dans le sol, Wageningen 1974. *Plant and Soil*, 1975, 43.

3. Symposium sur les engrais soufrés Paris 1975. Publication du Sulfur Institut de Londres.

J. MÉDIONI et E. BOESIGER. — **Les mécanismes éthologiques de l'évolution.** Hommage à Theodosius Dobzhansky. Colloque organisé sous les auspices de la Société Française pour l'étude du Comportement Animal. Collection de biologie évolutive n° 3. 184 p. Masson éditeur, 1977. Prix : 65 francs.

Les recherches sur le comportement animal sont actuellement en pleine expansion. La place du comportement parmi les mécanismes de l'évolution fait l'objet de ce livre. Tous les écologistes liront avec intérêt la vingtaine de mises au point qui sont groupées sous quatre rubriques : la variabilité individuelle du comportement; l'influence des facteurs éthologiques sur la dynamique des populations; le comportement et l'isolement reproducteur; les mécanismes éthologiques du maintien de l'hétérogénéité génétique des populations. Comme T. Dobzhansky l'a montré les recherches exposées se situent à l'intersection de l'écologie, de la génétique des populations et de l'éthologie.

R. DAJOZ.

J.-C. GALL. — **Environnements sédimentaires anciens et milieux de vie. Introduction à la paléocologie.** Un volume 21 x 27, 228 p., 2 pl. h. t. en couleurs. Doin éditeur, 1976. Prix : 80 francs.

Depuis un certain temps les géologues essaient de reconstituer les milieux de vie du passé. Cette paléocologie est exposée en deux parties. La première montre comment obtenir des informations à partir de l'étude des sédiments et des fossiles. La deuxième offre la reconstitution de divers paysages anciens, depuis les très anciennes faunes d'Ediacara jusqu'au campement préhistorique du Lazaret. Très bien présenté et illustré ce livre est un ouvrage d'enseignement qui représente une mise au point très utile aussi bien aux enseignants du secondaire qu'à ceux du supérieur. Ainsi présentée la paléontologie se montre sous un jour plus agréable que celui sous lequel nous l'avons connue il y a une vingtaine d'années.

R. DAJOZ.

R. HELLER. — **Abrégé de physiologie végétale. Tome 1. Nutrition.** Un volume, 144 p. Masson éditeur, 1977.

Le Professeur Heller a réussi le tour de force de faire tenir dans les limites restreintes d'un abrégé l'essentiel de la physiologie végétale. Les recherches les plus récentes sont très clairement exposées, et beaucoup

intéressent l'écologiste. Nous pensons en particulier au chapitre sur la photosynthèse et ses diverses modalités (cycles en C3 et en C4, cycle des Crassulacées), à la photoréspiration, etc. Ce petit volume servira de précieux aide mémoire aux botanistes et permettra aux autres biologistes de mettre à jour leurs connaissances. Nous attendons avec impatience le deuxième tome, annoncé, qui sera consacré au développement.

R. DAJOZ.

T. PERSSON et U. LOHM. — *Energetical significance of the Annelids and Arthropods in a Swedish grassland soil. Ecological Bulletins*, n° 23. Swedish Natural Science Research Council. Editor in Chief: T. Rosswall, Sveavägen 166, 15 tr, S-113 46 Stockholm, Sweden. Un volume 211 p., 1977.

Dans la série *Ecological Bulletins* sont déjà parus un certain nombre de monographies importantes. Les études détaillées sur le métabolisme énergétique de la faune du sol sont encore rares. C'est pourquoi le travail de Persson et Lohm, extrêmement complet, sera utilisé avec profit comme source de référence. Les groupes étudiés sont les Annelidés et divers Arthropodes (Acaréens, Collemboles, Coléoptères et Diptères). Les auteurs montrent que les Coléoptères et les Diptères, souvent négligés, jouent un rôle important aussi bien en ce qui concerne la biomasse que le métabolisme. Une revue bibliographique des données de la littérature est incorporée à ce travail qui se termine par une tentative de construction d'un diaphragme représentant les flux d'énergie dans la prairie étudiée.

R. DAJOZ.

A. RAPP, H.N. LE HOUEIROU et B. LUNDHOLM. — *Peut-on arrêter l'extension des déserts ? Une étude plus particulièrement axée sur l'Afrique. Ecological Bulletins*, n° 24, 1976, 248 p. Prix : 50 couronnes.

Dans la même collection *Ecological Bulletins* paraît en édition française un ouvrage dont le titre correspond à une question d'importance fondamentale. Dans toutes les régions à faible pluviosité l'activité humaine peut entraîner des effets irréversibles ou très difficiles à combattre. Les déserts gagnent du terrain. Par exemple dans le cas de la Tunisie méridionale, Le Houérou écrit : « C'est l'homme qui a créé le désert, le climat n'étant qu'une circonstance favorable. La désertisation s'est installée essentiellement à la faveur de deux périodes de paix et de forte pression démographique, l'époque romaine et l'époque contemporaine ». Ceci entraîne des problèmes économiques et sociaux qui sont encore aggravés par une démographie galopante. Une

équipe de spécialistes parmi lesquels de nombreux Français fait le point de la désertisation en présentant une série d'études régionales très bien documentées. Les deux derniers chapitres montrent la nécessité d'études écologiques pour le contrôle de l'extension des déserts et proposent une série de mesures pour enrayer l'extension du processus de désertisation. Ce volume est d'un grand intérêt pour tous les écologistes qui s'intéressent à ces questions.

R. DAJOZ.

J. HURAUULT. — *Surpâturage et transformation du milieu physique. L'exemple des hauts plateaux de l'Adamaoua (Cameroun). Etude de photo-interprétation n° 7. Un volume 21 x 27, 218 p. et 1 pochette de 3 cartes en couleurs. Institut géographique National, Paris, 1977. Prix : 160 francs.*

L'étude de l'action de l'homme sur le milieu physique a été abordée d'une manière originale dans ce travail. L'auteur étudie les effets du surpâturage dans la région des hauts plateaux de l'Adamaoua au Cameroun. La phytogéographie, l'évolution du relief et des cours d'eau ont été analysées à l'aide de la technique de la photo-interprétation aérienne qui se révèle de plus en plus utile en écologie. Pendant une période de 24 années (1949-1973) des photos aériennes à grande échelle ont été réalisées. Elles ont permis de suivre avec précision les phénomènes d'érosion et de sédimentation et les modifications de la végétation en relation avec le surpâturage qui a rompu un équilibre qui s'était installé au cours des phases sèches du quaternaire récent. La comparaison est faite avec des phénomènes d'érosion analogue constatés à Madagascar. Il est nécessaire de parcourir avec attention cet ouvrage très riche de faits et dont on ne peut donner qu'une faible idée en quelques lignes. L'illustration est très abondante et d'excellente qualité : 113 figures au trait, 70 couples de photos stéréoscopiques et 3 cartes en couleurs. Les enseignants trouveront dans ce travail la source de nombreux exemples bien démonstratifs de l'action de l'homme sur le milieu physique et végétal.

R. DAJOZ.

P. PESSON. — *La pollution des eaux continentales. Incidences sur les biocénoses aquatiques. (Ouvrage collectif).* 285 p. Gauthier Villars éditeur, 1976.

J.M. PÉRÈS. — *La pollution des eaux marines. (Ouvrage collectif).* 230 p. Gauthier Villars éditeur, 1976.

La pollution des eaux continentales et des eaux marines a fait l'objet de deux séries de conférences organisées par le Professeur Pesson à l'Institut National Agrono-

mique. Ces deux volumes contiennent le texte des conférences présentées par divers spécialistes. Les causes des pollutions et leurs conséquences sur la faune et la flore sont analysées en détail sur des exemples précis. Le volume consacré à la pollution des mers comprend un index utile pour les non zoologistes. Il s'agit de la présentation des espèces citées avec leur place dans la classification et une série d'illustrations en noir et en couleurs.

R. DAJOZ.

J.M. EDINGTON et M.A. EDINGTON. — *Ecology and environmental planning*. 246 p. Chapman and Hall éditeur, London. 1977. Prix : 8,5 livres.

Ce livre présente les connaissances écologiques nécessaires à l'aménagement du territoire. La première partie traite d'exemples qui montrent comment l'utilisation de l'espace modifie la faune et la flore. Deux chapitres sont consacrés à l'urbanisation et à l'industrialisation. La deuxième partie montre quatre cas en détail : une zone littorale, un parc national, une zone industrielle et une région tropicale, le Nigéria.

Contamination des chaînes biologiques. — Collection Recherche Environnement n° 1. Ministère de la Qualité de la Vie. Un volume, 291 p., 1977. Diffusé par la Documentation Française, 29-31, quai Voltaire, 75340 Paris Cedex 07.

Le Ministère de la Qualité de la Vie a commencé la publication d'une série de volumes sous le titre « Recherche Environnement ». Le premier volume paru est consacré à la contamination des chaînes biologiques, et il réunit des communications présentées à un colloque qui s'est tenu à Toulouse en 1975 sous la présidence du Professeur Trémolières. La contamination des chaînes biologiques par divers produits d'origine agricole, industrielle ou par les eaux d'égout n'est pas un problème momentané. « Elle ouvre à la culture scientifique des champs encore mal connus ». Les contaminants suivants sont envisagés : les pesticides, les métaux lourds, les polychlorobiphényles, les mycotoxines, et divers produits. Pour chaque type de polluant de nombreuses données sont fournies montrant l'action de ces produits sur les écosystèmes, les animaux et sur l'homme, aussi bien au niveau de l'organisme qu'au niveau cellulaire. Chaque rubrique débute par un article général. Ce volume est riche de résultats originaux et de bonnes mises au point. Il contient en outre la liste des contrats de recherche engagés en France. Il sera donc très utile comme source de documentation pour tous les chercheurs en écotoxicologie.

R. DAJOZ.

G. LUCOTTE. — **Le polymorphisme biochimique et les facteurs de son maintien**. Un Volume, 62 p. Masson éditeur, 1977.

L'emploi des techniques d'électrophorèse en génétique a révélé l'existence d'un important polymorphisme. L'auteur en recherche les raisons et envisage pour cela à la fois les théories sélectives et les théories neutralistes. Ces dernières semblent bien trouver en ce moment de solides arguments expérimentaux. L'exposé impartial des diverses théories et de leurs preuves expérimentales est la qualité de ce petit livre qui rendra pour cela service à tous ceux que le sujet intéresse.

R. DAJOZ.

Ecologie des régions subarctiques. — Ecologie et Conservation n° 1. Editions de l'UNESCO, Paris. Un volume, 364 p. 1970.

Il n'est pas trop tard pour signaler à nos lecteurs la série Ecologie et conservation publiée par les soins de l'UNESCO. Le premier volume de la série est consacré aux régions subarctiques. Les chapitres consacrés au tapis neigeux, aux phénomènes météorologiques et géomorphologiques et au pergélisol en tant que facteurs écologiques sont particulièrement intéressants et montrent bien l'originalité de ces régions. Nous avons apprécié aussi les chapitres consacrés à l'écologie des principaux Vertébrés et en particulier ceux qui résument les travaux en langue russe, peu accessible. En conclusion une bonne synthèse sur une région très particulière et encore peu touchée par la civilisation moderne.

R. DAJOZ.

Institute of terrestrial ecology. Annual report, 1974 et 1975. — Disponible à l'adresse suivante : 49 High Holborn, London WC1 V6HB. Prix : 2,75 et 3 livres respectivement. Chaque fascicule de 90 p. grand format.

L'institute of terrestrial ecology regroupe un certain nombre de laboratoires de Grande-Bretagne. Le centre administratif est situé 68 Hills Road, Cambridge CB2 1LA. Chaque année cet institut publie un rapport d'activité luxueusement présenté et illustré dans lequel se trouvent réunis les résumés des recherches effectuées, la liste des chercheurs, leurs adresses et leurs sujets de recherche, la liste des publications. Ce genre de publication est très utile, apportant sous un faible volume une masse de données qui autrement seraient dispersées dans la littérature. Il serait souhaitable qu'une telle initiative soit prise en France, peut être sous l'égide de la Société d'Écologie si les crédits nécessaires étaient disponibles ?

R. DAJOZ.

Institut National de la Recherche Agronomique.
Département de zoologie. Rapport d'activité des divers laboratoires et stations. — Une brochure de 95 p. 1977.

Cette brochure présentée et distribuée par B. Hurpin, Chef du département de zoologie à l'INRA, expose les diverses recherches effectuées en zoologie et qui sont le plus souvent à orientation largement écologique. Comme dans la brochure de l'Institute of terrestrial ecology signalée ci-dessus on trouve la liste des chercheurs et des laboratoires et des résumés substantiels de leurs recherches accompagnés de bibliographie. Ce genre de publication, répétons le, nous semble très utile car il permet de se tenir au courant des recherches récentes sans avoir à lire de nombreuses publications parfois difficiles à trouver.

R. DAJOZ.

A. VILLIERS. — *Atlas des Hémiptères*. Editions Boubée, Paris, 1977. Un volume 301 p., 24 planches en couleurs. Prix (relié) : 90 francs.

Il n'est pas de bonne écologie sans une détermination précise des espèces rencontrées. Et lorsque l'on n'est pas spécialiste d'un groupe il est toujours utile d'en connaître au moins les grandes lignes pour pouvoir faire un premier tri avant de consulter le — ou les — spécialistes. L'ouvrage de A. Villiers, Professeur au Muséum et auteur de nombreux travaux sur les Hémiptères et les Coléoptères, est paru dans la série bien connue des « Atlas Boubée ». Le texte comprend une partie générale avec des notions sur la morphologie et la biologie ainsi que des clés de détermination des familles. Puis chaque espèce mentionnée est décrite et des indications sont fournies sur sa biologie et sa répartition géographique. Les planches en couleurs, dues également au talent de l'auteur représentent plus de 400 espèces. S'il n'était pas possible de représenter toutes les espèces de la faune française, au nombre de plus de 1 000 dont beaucoup de petite taille et de détermination délicate, la plupart des espèces de grande taille sont représentées. Le naturaliste aura ainsi les espèces les plus remarquables, les plus caractéristiques des biocénoses. Cet ouvrage sera aussi précieux pour tous les enseignants et il aura de ce fait sa place dans toutes les bibliothèques.

R. DAJOZ.

Les Mirides du cacaoyer. Ouvrage collectif sous la direction de E.M. Lavabre. Larose éditeur, Paris. 366 p. et 8 pl. photos h. t. Prix : 130 francs.

Diverses punaises de la famille des Miridae sont des

ennemis importants du cacaoyer dans le monde entier. Ceci explique l'intérêt porté par de nombreux chercheurs à ces insectes. L'ouvrage que nous signalons est un travail collectif qui a le mérite de réunir en une synthèse diverses publications éparées et peu accessibles. La morphologie, l'anatomie, la systématique et la biogéographie des Miridae nuisibles au cacaoyer sont tout d'abord présentées, la sous-famille des Bryocorinae étant étudiée d'une façon approfondie. Plusieurs chapitres exposent nos connaissances sur l'écologie des Mirides du cacaoyer, et en particulier les variations saisonnières d'abondance, la dynamique des populations, la distribution spatiale. Ces notions sont évidemment indispensables pour engager une lutte rationnelle contre les Mirides. Les moyens de contrôle utilisables sont exposés dans la dernière partie. Cette ouvrage est une très bonne réalisation qui mérite d'attirer l'attention non seulement des spécialistes mais aussi de tous les écologistes. Les chapitres consacrés à la dynamique des populations sont particulièrement intéressants.

R. DAJOZ.

Man and the Environment. Information guide series.
Publié par Gale Research Company, Book Tower, Detroit, Michigan 48226 Etats-Unis.

Nous avons vu les volumes 1, 2, 3, 4 et 6 de cette série qui en comporte d'autres. Le premier volume, *Environmental Education* (225 pages) comprend les noms, adresses et activités de nombreux organismes qui s'occupent de l'environnement aux Etats-Unis : associations privées, organismes d'état, enseignement, journaux, périodiques. Le deuxième volume, *Waste water management* (202 pages) présente tout ce qui se rapporte au traitement des eaux usées avec pour chaque cas un exposé des problèmes, une documentation détaillée et une liste commentée des articles les plus significatifs. Le troisième volume, *Environmental Planning* (492 pages) consiste en un vaste aperçu des problèmes d'aménagement aux Etats-Unis avec, comme dans les autres volumes, d'abondantes références. Le volume quatre, *Environmental Values 1860-1972* (324 pages) est un vaste panorama bibliographique et historique des idées concernant la protection de la nature aux Etats-Unis. Enfin le volume six, *Environmental Law* (191 pages) présente la législation américaine en matière d'environnement. Chaque volume coûte 18 dollars. Bien que limités presque toujours au cadre géographique des Etats-Unis ces ouvrages rendront certainement service en fournissant d'innombrables références qui sont très dispersées dans la littérature.

R. DAJOZ.

EDITIONS DE L'UNESCO. — Série de rapports sur le projet MAB.

Nous croyons utile de signaler que l'UNESCO a publié une trentaine de rapports qui exposent les conclusions des divers groupes de travail du projet MAB. On trouvera dans ces rapports, publiés en anglais et en français, de nombreux renseignements utiles. Citons parmi bien d'autres titres : La perception de la qualité de l'environnement; aspects écologiques de l'utilisation de l'énergie dans les systèmes urbains et industriels; effets écologiques des activités humaines sur la valeur et les ressources des lacs, marais, cours d'eau, deltas, estuaires et zones côtières; évaluation écologique des conséquences de l'utilisation des pesticides et des engrais sur les écosystèmes terrestres et aquatiques, etc.

R. DAJOZ.

R. GINET et V. DECOU. — Initiation à la biologie et à l'écologie souterraines. J.P. Delarge éditeur, Paris 1977. Un volume 400 p. Prix : 120 francs.

Le monde souterrain est très bien individualisé parmi les divers écosystèmes. C'est aussi un monde passionnant qui attire de plus en plus de spéléologues. La biospéologie est née, comme le rappellent les auteurs, des efforts réunis du Français R. Jeannel et du Roumain E. Racovitza vers le début de ce siècle. Ce livre continue avec succès cette harmonieuse collaboration scientifique. Les nombreuses recherches poursuivies dans diverses parties du globe ont beaucoup fait progresser nos connaissances. Le milieu souterrain, terrestre et aquatique est tout d'abord décrit et les facteurs abiotiques présentés avec beaucoup de soin. Ce milieu ne se limite pas aux cavités accessibles à l'homme; il comprend aussi de nombreux réseaux de fissures et un important domaine aquatique. Puis la faune souterraine est passée en revue et son origine examinée. Enfin la biologie et les adaptations des cavernicoles sont décrites, mettant en évidence la grande originalité de ces animaux, très spécialisés et incapables de vivre dans une autre ambiance. Mais il ne faut pas oublier que le monde souterrain n'est pas un système clos; il est, comme le montrent les auteurs, relié à la surface qui lui fournit sa nourriture et à laquelle il restitue l'eau qui l'a traversé. Dix planches de dessins montrant les représentants les plus caractéristiques de la faune cavernicole terminent ce livre qui constitue une très bonne mise au point de nos connaissances et qui sera lu avec intérêt par tous les biologistes.

R. DAJOZ.

V.J. CHAPMAN (éditeur). — Wet coastal ecosystems. Elsevier Scientific Publishing Co., Amsterdam. Un Volume XII + 428 p., 1977. Prix : 122 florins.

Cet ouvrage est le premier d'une série consacrée à la description des écosystèmes du monde, dans laquelle 29 volumes sont prévus. C'est une entreprise ambitieuse. Sous le nom de milieux littoraux humides les 18 auteurs décrivent les marais salants et les mangroves. La flore est nettement privilégiée par rapport à la faune pour laquelle on dispose cependant de données écologiques et écophysiologiques qui ont été négligées. Les divers types d'écosystèmes sont traités par ordre géographique et on constate avec étonnement que la Méditerranée a été oubliée. Malgré ces lacunes ce volume, bien présenté et abondamment illustré contient de nombreuses données dont le regroupement sera très utile à tous ceux qui recherchent des documents sur les marais salants et les mangroves.

R. DAJOZ.

F. MEINCK, H. STOFF et H. KOHLSCHUTTER. — Les eaux résiduaires industrielles. Un volume : XVI + 863 p. Deuxième édition entièrement refondue. Masson éditeur, Paris 1977.

Cet ouvrage est très technique puisqu'il décrit en détail les divers procédés d'épuration des eaux industrielles. Il sera utile à tous ceux qui ont la charge d'installer et d'entretenir des stations d'épuration. L'écologiste y trouvera de très nombreux renseignements, une très riche bibliographie et des illustrations abondantes. Les effets toxiques des eaux résiduaires sur les êtres vivants sont présentés dans un important chapitre et l'ouvrage se termine par la législation française sur ce sujet.

R. DAJOZ.

D.A. MONERET-VAUTRIN et B. AUBERT. — Le risque de sensibilisation aux colorants alimentaires et pharmaceutiques. Un volume, 148 p. Masson éditeur 1978

Le lecteur retiendra surtout de ce livre d'écologie médicale la liste impressionnante des colorants alimentaires dont on peut se demander quelle peut bien être l'utilité. Les auteurs, après avoir montré sur divers exemples les conséquences de l'absorption de ces colorants alimentaires concluent en attirant « l'attention sur les risques que prend l'homme en modifiant, par adjonction de substances chimiques de synthèse, son micro-environnement alimentaire ».

R. DAJOZ.

C. FAURIE, C. FERRA, P. MÉDORI. — **Ecologie**, Editions J.B. Baillière, Paris, 1978. Un volume 21 X 28, 147 p.

Cet ouvrage porte en sous titre : Travaux pratiques; classes de seconde, premières et terminales des lycées agricoles. C'est (à notre connaissance tout au moins) le premier qui propose des exercices de travaux pratiques d'écologie pour l'enseignement secondaire, et il nous semble parfaitement réussi. Les auteurs ont eu le temps de rodé leur enseignement et les exercices qu'ils proposent sont bons et démonstratifs. On relève

bien ça et là quelques coquilles (la courtilière de la page 75 est pourvue « d'oreilles ») ou quelques fautes d'orthographe dans le nom des animaux (« Naphalodes » et Mikiola « fogé » page 104). Quelques références bibliographiques permettant d'approfondir les sujets traités auraient aussi été utiles. Mais les critiques sont mineures. Ce livre sera certainement très apprécié par tous ceux qui ont à enseigner l'écologie dans l'enseignement secondaire, et en particulier sous la forme de travaux pratiques.

R. DAJOZ.

TABLE DES MATIÈRES DU TOME 8

C. ARLES. — Méthode analogique de cartographie de l'ensoleillement théorique journalier	243
R. ASSIE et G. LASSERRE. — Mise au point d'un piège à alevins. Résultats des pêches littorales	87
H. AUDEMARD. — Dynamique des populations de Carpacse (<i>Laspeyresia pomonella</i> L.) en vergers de pommiers	141
A. BODOY et H. MASSE. — Etude sur la résistance à la température de quelques mollusques marins des côtes de Provence	91
L. BONNET, P. CASSAGNAU, et L. DEHARVENG. — Influence du déboisement et du reboisement sur les biocénoses de Collemboles dans quelques sols pyrénéens	321
C. BOU. — Conséquences écologiques de l'extraction des alluvions récentes dans le cours moyen du Tarn	435
A. BOUDOU, A. DELARCHE, F. RIBEYRE et R. MARTY. — Modèles expérimentaux en écotoxicologie : Chaînes trophiques en milieu limnique	401
H. DECAMPS et J.-Y. PUJOL. — Influences humaines sur le benthos d'un ruisseau de montagne dans les Pyrénées	349
B. DONVILLE. — L'étude des facteurs du bilan de l'eau en bassins « non organisés »	265
B. DONVILLE et Y. GOURINARD. — Possibilités d'intervention géologique en aménagement	261
H. DREZET. — Recensement des secteurs d'instabilité géomorphologique et de leurs déterminants	275
A. FABRE. — Quelques aspects de la déprise agricole en région de montagne : application au canton de Quérigut (Ariège)	237
A. FAILLE. — Action des peuplements de <i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth, dans la dynamique des écosystèmes de la forêt de Fontainebleau. I. Rôle dans le cycle de la matière organique et des bioéléments majeurs	11
C. FALCONETTI et G. SEGUIN. — Sur une méthode d'utilisation d'un laboratoire sous-marin pour la récolte du zooplancton au voisinage du fond ..	183
J. FAYREY, J. DARDENNE, C. MONTANT. — Recherche de signatures mycologiques de divers stades de l'inculture pyrénéenne	317
S. FRONTIER. — Réflexions pour une théorie des écosystèmes	445
R. GINET et D.Y. TUPINIER. — Essai d'abris artificiels pour les chauves souris sylvoles (Mammifères, Chiroptères)	103
Y. GRUET. — Peuplements de la côte rocheuse de Sion-sur-l'Océan (Vendée) et faune associée aux récifs d'Hermelles (<i>Sabellaria alveolata</i> Linné) (Annélide Polychète)	37

M. IZARD. — Comptabilité écologique à moyenne échelle : application à la définition des régions écologiques (Donezan, Capcir, Cerdagne)	219
C. JACQUOT. — La vie de la forêt	1
L. LABROUE et C. TOSCA. — Dynamique de la matière organique dans les sols alpins	289
L. LABROUE et C. TOSCA. — La pédogénèse à l'étage alpin. Relations avec l'évolution des versants	299
N. LAIR. — Régimes alimentaires et nutrition du zooplancton. Le cas du Copépode <i>Cyclops abyssorum praealpinus</i> (Kieffer, 1939)	173
Ch. LECORDIER, P. BLANDIN et R. BARBAULT. — A propos d'un article de E.O. Wilson; Ecologie et systématique	35
J.M. LEGAY et D. CHESSEL. — Description et analyse de la répartition des insectes dans une population végétale. Cas du doryphore sur pommes de terre	23
M. LOUIS. — Etude des populations de <i>Talitridae</i> des étangs littoraux méditerranéens. I. Variations des effectifs au sein des différentes phases et interprétation	63
M. LOUIS. — Etude des populations de <i>Talitridae</i> des étangs littoraux méditerranéens. II. Identification des cohortes, cycles et fécondité	75
F. OGE. — Etude sur les droits d'usage dans le pays de Sault	371
P. REY. — Présentation de l'action « Inculture pyrénéenne » D.G.R.S.T.	203
P. REY. — Expression cartographique de modèles dynécologiques en région de montagne	209
P. REY. — L'imagerie aérienne et son exploitation en région de montagne	231
P. REY. — Rapport de synthèse : Réflexions méthodologiques préalables à l'aménagement de la montagne	379
J.M. ROBERT. — Premières données écologiques sur les claires à huîtres de la baie de Bourgneuf	57
P.J. ROCA. — Une alternative énergétique dans le Donezan-Capcir-Cerdagne : l'énergie solaire	251
A. ROQUES. — Etude du complexe entomologique lié aux cônes de Pin sylvestre en forêt de Fontainebleau	415
H. SANDOZ. — Comparaison d'un abri météorologique « tout terrain » avec l'abri marine	465
G. SICARD. — Les droits d'usage : histoire, actualité, prospective	361
C. TOROSSIAN. — Les fourmis rouges des bois (<i>Formica rufa</i>) indicateurs biologiques de dégradation des forêts de montagne des Pyrénées Orientales	333
C. TOSCA. — Modalités et conséquences de la régression de l'agriculture dans la commune de Quérigut (Ariège)	281
J.P. TROY, P. LEGRIS et B. SOUCHIER. — Aspects d'écologie globale dans les montagnes des Palni et des Nilgiri (Inde du Sud)	151
Analyses d'ouvrages	135, 199, 485
Résumés de thèses	109, 191, 479



EDITIONS DU CENTRE NATIONAL
DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

15, quai Anatole France 75 - Paris-VII C.C.P. Paris 9061 11 Tél. : 555 26 70

Programme Biologique International

ECOLOGIE DU SOL

**NOUVEAUX DOCUMENTS
POUR UNE ÉTUDE INTÉGRÉE
EN ÉCOLOGIE DU SOL**

Le troisième volume de la série « Ecologie du Sol » traite essentiellement de problèmes microbiologiques, botaniques et climatiques rencontrés sur les stations du programme de la R.C.P 40 du C.N.R.S. Cinq thèmes sont successivement abordés :

- 1) Principes de méthodologie en microbiologie du sol;
- 2) Mesure de la fixation de l'azote moléculaire en forêt;
- 3) Etude écologique de la strate muscinale dans une pinède sur calcaire lusitanien en Lorraine;
- 4) Décomposition naturelle et expérimentale des feuilles de *Brachypodium pinnatum* P. B. microécologie et micromorphologie étudiées à l'aide des microscopes électroniques;
- 5) Dynamique et bilan de l'eau des sols de deux écosystèmes méditerranéens à chêne vert.

Ouvrage 21 × 27, 288 pages, 80 figures in-texte,
2 dépliants hors-texte, 1 planche hors-texte, relié.

PRIX : 91 F

15, quai Anatole-France 75700 PARIS
C.C.P. PARIS 9061-11

Tél. : 555.26.70

© 1977, Masson, Paris.

Le Directeur de la Publication : Cl. DELAMARE DEROUTTEVILLE

Tous droits de traduction, d'adaptation et de reproduction par tous procédés réservés pour tous pays.

La loi du 11 mars 1957 n'autorisant, aux termes des alinéas 2 et 3 de l'article 41, d'une part, que les copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, « toute représentation ou reproduction intégrale ou partielle, faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants-droit ou ayants-cause, est illicite » (alinéa 1^{er} de l'article 40).

Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles 425 et suivants du Code pénal.

Masson, Éditeur, Paris. — Dépôt légal : 1977. — N° d'ordre : 5018. — 4^e trimestre, 1977.

Imprimerie Louis-Jean, 05002 Gap (France). Dépôt légal n° 131-1978. — Imprimé en France.

OJD Diffusion — Numéro d'inscription à la Commission Paritaire : 50062.

INSTRUCTIONS AUX AUTEURS

Seuls les membres de la Société à jour de leur cotisation peuvent publier dans le Bulletin. Dans tous les cas les articles proposés seront soumis à un comité de lecture composé par le Conseil de la Société d'Ecologie. Sauf dérogation spéciale les articles ne devront pas dépasser 20 pages imprimées. Les clichés photographiques sont à la charge des auteurs.

Les manuscrits, dactylographiés en double interligne au recto seulement de feuilles numérotées, seront présentés sous leur forme définitive, et rigoureusement soignés dans le fond comme dans la forme. Les noms propres devront être en capitales ou soulignés d'un double trait, les noms scientifiques latins soulignés d'un seul trait. Le titre du manuscrit devra être suivi du prénom et du nom du ou de chacun des auteurs, ainsi que de l'adresse du laboratoire dans lequel le travail a été effectué. Les auteurs éviteront, sauf nécessité impérieuse, les abréviations autres qu'usuelles; les notes infra-paginales, exceptionnelles et courtes, seront numérotées de 1 à *n* du début de l'article à la fin. Les références bibliographiques seront groupées à la fin du texte dans l'ordre alphabétique des noms d'auteurs; elles devront être conformes au modèle suivant:

De BACH (P.) et SUNDBY (R.A.), 1963. — Competitive displacement between ecological homologues. *Hilgardia*, 34, p. 105-166.

Le titre des périodiques sera abrégé d'après les règles internationales de nomenclature (*World list of scientific publications*, 4^e édition). Tout article de plus de 4 pages imprimées sera précédé d'un résumé en anglais ou en allemand. Ce résumé sera conforme au Code du bon usage en matière de publications scientifiques (UNESCO/NS/177).

Les dessins, exécutés à l'encre de Chine sur papier calque, bristol ou carte à gratter, ainsi que les photos, devront être groupés de façon à éviter le plus possible des frais de mise en page. La réduction souhaitée sera indiquée sur chaque figure. On évitera de fournir des données chiffrées à la fois sous forme de tableaux et de graphiques. Les manuscrits qui ne seront pas présentés suivant ces normes seront renvoyés à leurs auteurs.

Un jeu d'épreuves accompagnées des illustrations est envoyé aux auteurs qui devront retourner l'ensemble après correction et indication de l'emplacement souhaité pour les figures, au plus tard dans un délai de dix jours. La société offre gratuitement 25 tirés à part. Les auteurs qui en désirent davantage joindront un bon de commande en retournant leurs épreuves. Ils régleront la facture directement à l'imprimeur. Les analyses d'ouvrages, nouvelles et les rubriques « Activités de la Société » ne peuvent être fournies sous la forme de tirés à part.

Les membres de la Société peuvent publier dans le Bulletin des travaux originaux, et des mises au point sur des sujets se rapportant aux divers domaines de l'écologie générale et appliquée. Les manuscrits doivent être envoyés soit au Secrétaire du Bulletin, soit de préférence à un membre du Conseil de la spécialité choisie (cf. page de couverture la liste des membres du conseil et leurs spécialités) qui, après lecture, fera parvenir le manuscrit au Secrétaire du Bulletin. Les analyses d'ouvrages ou d'articles de revues suffisamment importants seront également bienvenues. Dans ce dernier cas il est recommandé de prendre contact au préalable avec le Secrétaire du Bulletin pour éviter les doubles emplois.

ABONNEMENTS 1977

Un an	Particuliers	France : 110 F	Etranger : 120 F
	Collectivités	France : 180 F	Etranger : 200 F

Etablis le titre de paiement au nom de : SPPIF, 120, boulevard Saint-Germain, 75280 PARIS CEDEX 06

Pour les pays suivants s'adresser à :

U.S.A.	Masson Publishing USA, Inc., 14 East, 60th Street, New York, N.Y. 10022;
ESPAGNE	Toray Masson Editores, Balmes 151, Barcelone 8;
ITALIE	Etni S.p.a., Via Pascoli 55, 20133 Milano;
ALLEMAGNE	Kunst und Wissen, Wilhelmstrasse 4, Postfach 46, 7000 Stuttgart (R.F.A.);
SUISSE	Crispas s.a., 55, boulevard de Pérolles, CH 1700 Fribourg;
BELGIQUE	L.C.L.S., rue Otlet 44, B 1070 Bruxelles;
CANADA	Somabec, 2475 Sylva Caplin, St-Hyacinthe, Québec.

MASSON, Editeur : Paris, New York, Barcelone, Milan

à Paris, 120, boulevard Saint-Germain, 75280 Paris Cedex 06 — Téléphone : 329.21.60

Numéros de l'année et volumes antérieurs :

MASSON Services, 15, rue de Savoie, 75006 Paris — Tél. : 325-74-73 et 325-74-95.

Published quarterly by Masson, 120, boulevard Saint-Germain, Paris (France)

Annual subscription price : 120 F.

Second-class postage paid at Jamaica, N.Y. 11431.

Air freight and mailing in the U.S. by Publications Expediting Inc., 200 Meacham Ave. Elmont, N.Y. 11003.

